

SÉRIE A, N° 3888

N° D'ORDRE :
4739

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Yvon DOMMERGUES

1^{re} THÈSE

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA DYNAMIQUE MICROBIENNE DES SOLS EN ZONE SEMI-ARIDE ET EN ZONE TROPICALE SÈCHE

2^e THÈSE

Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 23 mai 1962 devant la Commission d'Examen :

MM. MANGENOT *Président.*

CHOUARD
LEMÉE } *Examineurs.*

DUCHAUFOUR *Examineur invité*
Professeur à la Faculté des Sciences de Nancy

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

SÉRIE A, N° 3888

N° D'ORDRE :

4739

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Yvon DOMMERGUES

1^{re} THÈSE

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA DYNAMIQUE MICROBIENNE DES SOLS EN ZONE SEMI-ARIDE ET EN ZONE TROPICALE SÈCHE

2^e THÈSE

Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 23 mai 1962 devant la Commission d'Examen :

MM. MANGENOT *Président.*

CHOUARD
LEMÉE } *Examineurs.*

DUCHAUFOUR *Examineur invité*
Professeur à la Faculté des Sciences de Nancy

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

THESE

NO. 1234
1875

PAR M. J. J. VAN DER WOUDE

DE LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE LEIDE

PAR M. J. J. VAN DER WOUDE

PRÉSENTÉES À LA FACULTÉ DES SCIENCES

Pour l'obtention du grade de

DOCTEUR EN SCIENCES

DE LA FACULTÉ DES SCIENCES

DE L'UNIVERSITÉ DE LEIDE

LE 15 JANVIER 1875

PAR M. J. J. VAN DER WOUDE



LE 15 JANVIER 1875

PAR M. J. J. VAN DER WOUDE

DE LA FACULTÉ DES SCIENCES

DE L'UNIVERSITÉ DE LEIDE

LE 15 JANVIER 1875

PAR M. J. J. VAN DER WOUDE

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

PROFESSEURS

G. JULIA	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
DE BROGLIE	T	Théories physiques.
PRENANT	T	Anatomie et Histologie comparées.
GRASSÉ	T	Évolution des êtres organisés.
PRÉVOST	T	Chimie organique.
CHAUDRON	T	Chimie appliquée.
WYART	T	Minéralogie et Cristal.
TEISSIER	T	Zoologie.
MANGENOT	T	Biologie vég. (Orsay).
AUGER	T	Physique quantique et Relativité.
MONNIER	T	Physiologie générale.
PIVETEAU	T	Paléontologie.
ROCARD	T	Physique (E. N. S.).
CARTAN	T	Mathématiques (E. N. S.).
LAFFITTE	T	Chimie générale.
FAYARD	T	Géométrie supérieure.
COULOMB	T	Physique du Globe.
M ^{lle} COUSIN	T	Biologie animale (S. P. C. N.)
CHRÉTIEN	T	Chimie minérale.
DRACH	T	Zoologie.
KASTLER	T	Physique (E. N. S.).
EPHRUSSI	T	Génétique.
RIVIÈRE	T	Géologie (S. P. C. N.) et Sédim.
GAUTHERET	T	Biologie vég. (P. C. B.).
LUCAS R.	T	Recherches physiques.
THOMAS A.	T	Biologie cellulaire.
ARNULF	T	Optique appliquée.
MORAND	T	Physique Enseignement.
SOLEILLET	T	Physique (P. C. B.).
FORTIER	T	Mécanique exp. des Fluides.
DANJON	T	Astronomie.
PETIT	T	Biologie maritime.
QUENEY	T	Météorologie et Dynamique atmosphérique.
GALLIEN	T	Embryologie.
EICHHORN	T	Botanique.
DE CUGNAC	T	Biologie Végétale (S. P. C. N.).
M ^{lle} CAUCHOIS	T	Chimie physique.
THELLIER	T	Physique du Globe.
L'HÉRITIER	T	Biologie générale (Orsay).
GRIVET	T	Radioélectricité (Orsay).
PONCIN	T	Mécanique générale.
DUBREIL	T	Arithmétique et Théorie des nombres.
QUELET	T	Chimie organique.
CAGNIARD	T	Géophysique appliquée.
CHAMPETIER	T	Chimie macromoléculaire.
CUVILLIER	T	Micropaléontologie.
JUNG	T	Pétrographie.
TRILLAT	T	Microscopie et Diffraction électronique.
WIEMANN	T	Chimie organique et struc.
JACQUINOT	T	Spectroscopie et Physique céleste (Orsay).
VASSY	T	Physique de l'atmosphère.
DESTOUCHES	T	Théories physiques.
AMIEL	T	Chimie générale.
HOGAET	T	Minéralogie et Cristallog.
J. P. MATHIEU	T	Physique (Optique).
COUTEAUX	T	Biologie animale (P. C. B.).
MAY	T	Zoologie (Orsay).
CHOQUET	T	Théorie des fonctions et Topologie.
FELDMANN	T	Biologie végétale marine.
GUINIER	T	Physique des Solides (Orsay)
JOST	T	Physiologie comparée.
FORTET	T	Calcul des Probabilités et Physique mathématique.
SCHWARTZ	T	Calcul diff. et intégral.
CHOUARD	T	Physiologie végétale.
MALAVARD	T	Aviation (Techn. aéronaut.).
BRELOT	T	Calcul diff. et intégral.
NORMANT	T	Synthèse organique générale.
BENARD	T	Chimie minérale.
BUVAT	T	Botanique (E. N. S.).
DUGUÉ	T	Statistiques Mathématiques.
SOULAIRAC	T	Psychophysiologie.

Doyen..... M. ZAMANSKY.

ULRICH	T	Physiologie végétale.
MARÉCHAL	T	Optique théorique et appl.
KIRRMANN	T	Théories chimiques.
CHADEFAUD	T	Botanique.
M ^{lle} LE BRETON	T	Physiologie de la nutri.
SALEM	T	Mathématiques générales.
LELONG	T	Applic. de l'analyse à la géométrie.
DEVILLERS	T	Anatomie et Histol. comp.
EHRESMANN	T	Topologie algébrique.
FRANÇON	T	Physique (S. P. C. N.).
GLANGEAUD	T	Géographie phys. et Géologie dynamique.
GODEMENT	T	Mathématiques (M. P. C.).
PISOT	T	Tech. mathém. de la Phys.
ROCH	T	Géologie.
SCHATZMAN	T	Astrophysique.
TERMIER	T	Paléontologie stratig.
ZAMANSKY	T	Mathématiques générales.
LENNUIER	T	Physique (M. G. P.).
RIZET	T	Génétique (Orsay).
ROUTHIER	T	Géologie appliquée.
Mme TONNELAT	T	Physique théorique.
DIXMIER	T	Mathématiques (M. P. G.).
SOUCHAY	T	Chimie générale.
AIGRAIN	T	Electrotechnique gén.
BRUSSET	T	Chimie systématique.
M. LÉVY	T	Physique théorique des hautes énergies (Orsay).
Mme CHAIX	T	Chimie biologique.
Mme HUREL-PY	T	Biologie végétale (PCB).
PIAUX	T	Chimie (M. P. C.).
BRUN	T	Mécan. théorique des Fluides.
LEDERER	T	Chimie biologique.
Mme DUBREIL	T	Mathém. (Agrégation).
Mme LELONG	T	Mathématiques (E. N. S.).
BELLAIR	T	Géologie (S. P. C. N.).
COTTE	T	Physique électricité.
DUBOIS J. E.	T	Chimie organique.
LAMOTTE	T	Zoologie (E. N. S.).
MICHEL A.	T	Chimie minérale (Orsay).
OLMER	T	Energétique générale.
ROUAULT	T	Electricité (Orsay).
GAUTHIER	T	Mécanique appliquée.
BARCHIEWITZ	T	Chimie physique.
BROSSEL	T	Physique atomique.
BUSER	T	Physiologie comparée.
CAMUS	T	Physiologie vég. BMPV.
CASTAING	T	Physique (Orsay).
CURIEN	T	Minéralogie. et Cristallographie.
MOYSE	T	Physiologie vég. (Orsay).
NOIROT	T	Évolution des Etres org.
PANNETIER	T	Chimie générale (Orsay).
POSSOMPES	T	Zoologie.
PULLMANN	T	Chimie théorique.
TEILLAC	T	Physique nucl. et Radioactivité.
TONNELAT	T	Biologie physico-chim.
VILLE	T	Econométrie.
WILLEMART	T	Chimie (P. C. B.).
DODE	T	Chimie (Orsay).
FREYMAN	T	Recherches physiques.
GUINOCHET	T	Biol. vég. SPCN (Orsay).
ROLLET	T	Chimie (P. C. B.).
M ^{lle} JOSIEN	T	Chimie S. P. C. N.
CHEVALLEY	T	Géométrie algébrique et Théorie des groupes.
ARNOULT	T	Electronique (Orsay).
CHAPELLE	T	Physique (Orsay).
DELANGE	T	Mathématiques (Orsay).
DENY	T	Mathématiques générales (Orsay).
GERMAIN	T	Mécan. théor. des fluides.
LUCAS G.	T	Géologie.
ALLARD	T	Chimie physique.
BERTHELOT	T	Phys. fondamentale des Hautes Énergies (Orsay)
BRICART	T	Météorologie et Phys. de l'Atmosphère.

Mme ALBE-FESSARD .		Psychophysiologie.	BLAMONT.....	Géophysique Ionosphère.
FRIEDEL.....		Physique des Solides (Ors).	BOURREAU	Botanique.
JULIA M.		Études des Moléculaires	CURIE D.	Physique (M. G. P.).
		naturelles complexes.	DURAND-DELGA ..	Géologie.
LENDER.....	T	Biol. animale (SPCN)	FRÉON	T Chimie organique (Orsay).
		(Orsay.)	HELLER	Physiologie végétale.
MAGAT		Physico-chimie des radio-	TORTRAT	Calcul des Probabilités.
		éléments.	CAILLEUX.....	Géologie (S. P. C. N.).
Mlle QUINTIN	T	Électrochimie.	MAGNAN.....	T Physique (S. P. C. N.).
MONOD	T	Chimie du métabolisme.	DAUDEL	T Mécanique ondulatoire appl.
BENOIT	T	Physiol. anim. (Orsay).		à la Chim. théor. et à la
DE POSSEL	T	Analyse numérique.		Phys. nucléaire.
CHARLOT	T	Chimie analytique.	Mlle FOURCROY ...	Biol. végétale (S. P. C. N.)
HAISSINSKY	T	Radiochimie.	Mme CHOQUET-	
LEMÉE	T	Physiol. vég. BMPV	BRUHAT	T Méc. analytique et Méc.
		(Orsay).		céleste.
GUÉRIN	T	Chimie M. P. C. (Orsay).	Mlle VEIL	Physiologie générale.
CHATELET M.		Chimie (P. C. B.).	LWOFF	T Microbiologie.
JEAN.....	T	Physique nucléaire (Orsay)	SIESTRUNCK.....	T Mécan. phys. et expérim.
MATTLER	T	Physique S. P. C. N.	LACOMBE.....	T Métallurg. des métaux nucl.
		(Orsay).	BROCHARD	T Physique P. C. B. (Orsay).
MICHEL L.		Phys. théor. des Htes	CABANNES	T Mécanique générale.
		Énergies (Orsay).	LESIEUR.....	T Mathématiques M. P. C.
BERGERARD		Zoologie (Orsay).		(Orsay).
BERTEIN.....		Électronique (Orsay).	MAZET	T Mécanique générale (Orsay).
BOUSSIÈRES		Chimie des Radioéléments	CAIRE	Géographie phys. et Géol.
		(Orsay).		dynamique.
Mme COUTURE		Thermodynamique et	COMOLET	Mécanique des Fluides.
		Méc. physique.	CORABŒUF	Physiologie animale.
ELLENBERGER		Géologie appl. s/le terr.	DELLoue.....	Physique de l'exosphère.
FRANC		Biol. animale (P. C. B.).	GORENFLOT	Botanique II (Orsay).
SCHNELL.....		Botanique tropicale	HOULLON	Biologie animale P. C. B.
		(Orsay).	JULLIEN	Chimie P. C. B.
STOLKOWSKI		Physiologie générale.	MALGRANGE.....	Tech. math. de la Phys.
ACHER		Chimie biol. (Orsay).	OLIVIER.....	Antropologie.
BAUDOIN		Biologie animale P. C. B.	NOZERAN.....	T Botanique II (Orsay).
BEAUMONT		Biologie animale SPCN	BLANC-LAPIERRE ..	Physique (E. N. S. Orsay).

Secrétaire général R. POUILLAIN

**CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA DYNAMIQUE
MICROBIENNE DES SOLS EN ZONE SEMI-ARIDE
ET EN ZONE TROPICALE SÈCHE**

Y. DOMMERGUES

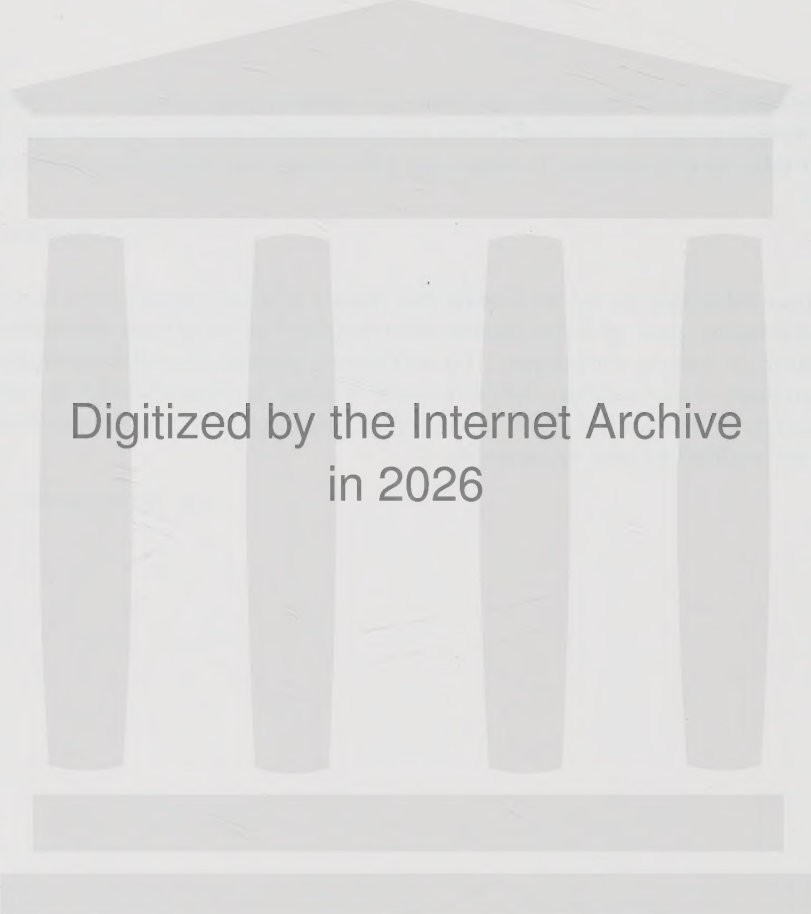
Centre de Pédologie de l'O. R. S. T. O. M, Hann-Dakar.

« ...essentially and inherently soil science is a microbiologic science too, because in the multifarious processes involved in soil genesis, nutrient release, physical structure, organic matter transformation, to name only a few areas, microorganisms are involved directly ».

A. G. NORMAN

« La microbiologie du sol ne saurait être limitée à la morphologie et à la physiologie microbienne, ainsi qu'à des études biochimiques, ses problèmes fondamentaux étant plutôt de nature écologique... La méthode d'analyse des activités réelles des microorganismes dans la nature doit être basée, non sur le comportement des espèces isolées en dehors du milieu naturel, mais sur les réactions de la communauté microbienne tout entière, au sein de ce milieu ».

S. WINOGRADSKY



Digitized by the Internet Archive
in 2026

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	13
A. — Travaux antérieurs	15
B. — Objectifs et limites de la présente étude	18
CHAPITRE I	
CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LES MÉTHODES D'INVESTIGATION	21
A. — Rappel de quelques notions fondamentales concernant l'état de l'eau dans le sol. Établissement des courbes de pF	21
B. — Principe des méthodes d'investigation	25
C. — Techniques de préparation des gammes d'échantillons de sol à humidités échelonnées	25
D. — Enrichissement des échantillons	28
E. — Effets de l'augmentation du pF sur les processus biologiques	34
F. — Notion de seuil	37
G. — Conditions d'incubation	41
H. — Précision des méthodes d'investigation	42
I. — Caractéristiques pédogénétiques, physiques et biologiques des sols étudiés ..	43
CHAPITRE II	
FIXATION DE L'AZOTE ATMOSPHÉRIQUE PAR L' <i>Azotobacter chroococcum</i>	53
CHAPITRE III	
MINÉRALISATION DE L'AZOTE DANS LE SOL	55
A. — Le problème de la volatilisation de l'azote ammoniacal	56
B. — Aperçu de la cinétique des processus de minéralisation de l'azote dans le sol	57
C. — Les différents seuils caractérisant les processus de minéralisation de l'azote dans le sol	60
D. — Minéralisation de la caséine	61
E. — Dégradation de la tyrosine	61
F. — Minéralisation des feuilles d'Arachide broyées	65
G. — Nitrification de l'azote ammoniacal apporté sous forme de sulfate d'ammoniaque	66
H. — Minéralisation de l'azote organique préexistant naturellement dans le sol ..	69
I. — Comparaison des seuils d'ammonification et de nitrification	71
J. — Importance et nature des processus de minéralisation de l'azote aux faibles humidités	73

CHAPITRE IV

CYCLE DU CARBONE	77
A. — Aperçu de la cinétique des processus de minéralisation du carbone dans le sol	78
B. — Dégradation du glucose	79
C. — Dégradation de l'amidon	81
D. — Dégradation de la cellulose	84
E. — Dégradation de la carboxyméthylcellulose	86
F. — Dégradation du carbone organique préexistant naturellement dans le sol	88
G. — Comparaison des seuils de dégradation de différentes substances hydrocarbonées dans le sol	89

CHAPITRE V

CYCLE DU SOUFRE	91
A. — Aperçu de la cinétique des processus de sulfoxydation et de sulfhydrisation dans le sol	91
B. — Sulfoxydation du soufre élémentaire et de la cystine	92
C. — Sulfhydrisation du soufre élémentaire et de la cystine	97
D. — Comparaison des seuils de sulfoxydation et de sulfhydrisation	98

CHAPITRE VI

CYCLE DU PHOSPHORE	101
A. — Aperçu de la cinétique des processus de minéralisation du glycérophosphate	101
B. — Seuils de minéralisation du glycérophosphate	102
C. — Importance et allure des processus de minéralisation du glycérophosphate aux faibles humidités	102

CHAPITRE VII

INTERACTION DES CYCLES DU CARBONE ET DE L'AZOTE	105
A. — Immobilisation de l'azote minéral par le glucose, l'amidon et la cellulose ...	106
B. — Cas de l'incorporation au sol de substances complexes d'origine végétale ...	110
C. — Comparaison des seuils d'immobilisation de l'azote par différentes substances hydrocarbonées	111
D. — Intensité des phénomènes d'immobilisation de l'azote aux faibles humidités	112

CHAPITRE VIII

RÔLES RESPECTIFS DE LA MICROFLORE BACTÉRIENNE ET DE LA MICROFLORE FONGIQUE	113
A. — Techniques expérimentales	113
B. — Prolifération de la microflore bactérienne totale et de la microflore fongique totale aux faibles humidités	114
C. — Évolution du pH pendant les processus de dégradation aux faibles humidités	116

CHAPITRE IX

ÉVOLUTION DE LA STABILITÉ STRUCTURALE	119
A. — Techniques expérimentales	119
B. — Régénération de la stabilité structurale	121
C. — Dégradation de la stabilité structurale	125
D. — Conditions de l'évolution de la stabilité structurale aux faibles humidités ...	125

CHAPITRE X

INTERPRÉTATION GÉNÉRALE DES RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX	127
A. — Nature biologique des processus d'évolution de la matière organique du sol aux pF supérieurs à 4, 2	127
B. — Seuils.....	127
C. — Conséquences de la disparité des exigences hydriques des plantes supé- rieures et des microorganismes telluriques.....	131
D. — Intensité des phénomènes de minéralisation et d'immobilisation aux faibles humidités	132

CHAPITRE XI

ÉVOLUTION DE L'ACTIVITÉ BIOLOGIQUE AU COURS DU DESSÈCHEMENT DU SOL EN PLACE	135
A. — Observations antérieures concernant l'évolution de la matière organique des sols en place	135
B. — Variations du pF dans les sols au cours de la saison sèche.....	137
C. — Étude de quelques processus d'évolution de la matière organique dans des sols en place	139
D. — Possibilités d'évolution de la matière organique du sol en saison sèche	144

CHAPITRE XII

ÉVOLUTION DE L'ACTIVITÉ BIOLOGIQUE DU SOL EN SAISON SÈCHE SOUS L'IN- FLUENCE DES APPORTS SECONDAIRES D'HUMIDITÉ.....	145
A. — Aperçu de l'importance des apports secondaires d'humidité au sol	145
B. — Conséquences des apports secondaires d'humidité sur l'activité biologique du sol	145
CONCLUSIONS.....	149
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	155
ANNEXE : MÉTHODES ANALYTIQUES UTILISÉES.....	156

AVANT-PROPOS

En zone tropicale sèche et en zone semi-aride, l'eau constitue le facteur écologique essentiel qui domine non seulement la vie des végétaux supérieurs, mais aussi celle de la microflore du sol.

Si les relations entre les plantes supérieures et l'eau du sol commencent à être mieux connues, grâce aux progrès récents de l'écologie végétale et de la physique du sol, il n'en est pas de même pour les microorganismes telluriques dont les variations d'activité en fonction de l'humidité n'ont pratiquement pas encore été étudiées dans les régions à saisons sèches caractérisées.

C'est précisément ce problème que nous nous sommes efforcé d'éclaircir en nous limitant volontairement au domaine des faibles humidités.

Nous avons trouvé au Centre de Pédologie de Hann-Dakar, des conditions de travail très favorables et nous tenons à exprimer en premier lieu, notre respectueuse reconnaissance à la Direction de l'O.R.S.T.O.M. qui nous a permis de mener à bien nos recherches dans les laboratoires de ce Centre.

Il nous est agréable de remercier ici M. le Pr MANGENOT et M. le Pr CHOUARD qui, en acceptant de présider ou de faire partie de notre jury, ont souligné l'intérêt qu'ils attachaient aux problèmes d'écologie microbienne dans les sols tropicaux secs et semi-arides.

Nous tenons à remercier aussi tout particulièrement M. le Pr LEMÉE qui nous a constamment aidé de ses précieux conseils et a bien voulu se charger de la tâche de rapporteur.

Nous exprimons notre profonde gratitude à M. HENIN, Pr à l'Institut Agronomique, et à M. AUBERT, Pr à l'O.R.S.T.O.M. qui n'ont cessé de suivre nos travaux et ont su les orienter de façon décisive ; nous l'exprimons également à M. POCHON, Pr à l'Institut Pasteur, qui nous a très utilement conseillé.

Nos remerciements vont à M. le Pr DUCHAUFOUR, qui a toujours fait preuve, vis-à-vis de nos recherches, d'un bienveillant intérêt ; ils vont aussi à tous nos camarades de l'O.R.S.T.O.M. de l'I.N.R.A., et de l'I.R.A.T., en particulier à MM. MARGNIEN, HALLAIRE, CHARREAU, ARNOUX, DEJARDIN, qui nous ont fait profiter très volontiers de leurs connaissances.

Nous remercions également M. BOISCHOT, directeur de la Station centrale de Versailles, qui a accueilli favorablement notre mémoire et en a facilité la publication dans les « Annales Agronomiques ».

Enfin, nous n'aurons garde d'oublier le personnel technique africain du Centre de Hann-Dakar, sans lequel il ne nous aurait pas été possible d'effectuer le nombre considérable de manipulations nécessitées par cette étude expérimentale.

INTRODUCTION

La dynamique microbienne des sols en zone semi-aride et en zone tropicale sèche est dominée par les facteurs température et eau, ce dernier constituant incontestablement l'élément écologique essentiel. Pendant la saison sèche qui, en zone tropicale sèche, dure 5 à 7 mois et peut se prolonger, en zone subaride, jusqu'à 9 ou 10 mois et plus, les horizons superficiels du sol se dessèchent progressivement. Quand, au cours de ce dessèchement le pF du sol ⁽¹⁾ atteint le seuil 4,2 les plantes supérieures parviennent, pour la plupart, au *point de flétrissement permanent*. Quel est alors le sort de la microflore tellurique? Devient-elle rapidement inactive ou, au contraire, se maintient-elle encore à un niveau d'activité relativement élevé lorsque le pF dépasse la limite 4,2?

Effectivement, il découle des travaux effectués jusqu'à présent :

- a) que le point de flétrissement permanent ne semble pas constituer, pour la microflore tellurique, un seuil au-delà duquel toute activité cesse ;
- b) que les exigences minima en eau des différents groupements de microorganismes semblent assez variables.

Mais il s'agit là de résultats trop dispersés pour pouvoir en dégager les règles générales du comportement de la microflore du sol aux faibles humidités. C'est cette lacune que nous avons essayé de combler en effectuant les recherches dont les résultats sont exposés dans le présent mémoire.

A. — TRAVAUX ANTÉRIEURS

Une revue détaillée de la littérature mondiale révèle l'existence d'un assez grand nombre de travaux relatifs à l'influence de l'humidité sur le comportement de la microflore du sol. Mais, en général, l'étude des faibles humidités n'a été abordée qu'incidemment et ne porte qu'exceptionnellement sur les sols des zones semi-arides ou tropicales sèches.

C'est incontestablement le *cycle de l'azote* qui est le mieux connu. Dès 1920, GREAVES et CARTER, travaillant sur les sols de l'Utah, montrèrent que l'ammonification apparaît même lorsque l'humidité est inférieure au point de flétrissement permanent (50). Puis RUSSEL, JONES et BAHRT (1925) utilisant toujours les sols d'Amérique du Nord (Nebraska) constatèrent que la nitrification est insignifiante lorsque l'humidité du sol est maintenue au niveau du coefficient d'hygroscopicité mais qu'elle se développe avec l'humidité croissante jusqu'à un niveau correspondant au moins à une fois un quart l'humidité équivalente, humidité maximum atteinte par ces auteurs dans leur expérimentation (102).

Des résultats comparables furent obtenus plus récemment (1947) par NOVOGRUDSKY dans des sols semi-désertiques d'U. R. S. S. Cet auteur remarqua, en effet, que

⁽¹⁾ La définition du pF sera rappelée au début du chapitre I consacré à une revue rapide de quelques notions fondamentales concernant l'état de l'eau dans le sol.

la nitrification cesse lorsque le sol « renferme seulement de l'eau hygroscopique » mais que « la formation de nitrates est très active lorsque l'humidité atteint une fois et demie l'hygroscopicité maximum » (95).

Mêmes constatations en Afrique Orientale, où J. B. D. ROBINSON (1957), opérant sur un sol ferrallitique, nota également que la nitrification de l'azote naturel du sol s'annule lorsque l'humidité s'abaisse au-dessous du point de flétrissement permanent. Mais ROBINSON, poursuivant plus loin que ses prédécesseurs l'analyse des processus de minéralisation de l'azote dans le sol, compara les phénomènes d'ammonification et de nitrification et prouva que, si la nitrification s'arrête au point de flétrissement permanent, l'ammonification peut se poursuivre — bien qu'avec une intensité plus faible — à un taux d'humidité compris entre $5/6$ et $2/6$ du point de flétrissement permanent (100). Ces résultats furent confirmés en 1959 à Yangambi (Congo) où MEYER nota qu'après une pluie, « avec l'élévation de température et la dessiccation progressive, la nitrification s'arrête rapidement tandis que l'ammonification continue et l'azote ammoniacal s'accumule » (88).

Dans une communication au septième Congrès de la Science du Sol (1960), nous avons montré que le décalage entre le seuil d'ammonification et le seuil de nitrification se retrouvait aussi dans les sols de l'Ouest africain et nous avons présenté les premiers résultats de nos déterminations de seuils de minéralisation de l'azote, dans trois sols de cette région (39).

Les processus de dénitrification aux faibles humidités ont été étudiés incidemment par WIJLER et DELWICHE dans les sols Yolo d'Amérique du Nord. Ces auteurs n'ont observé aucun phénomène de dénitrification au-dessous du point de flétrissement permanent (122).

On est moins bien renseigné sur l'influence des faibles humidités sur les processus intervenant dans *le cycle du carbone*. Toutefois il convient de mentionner les observations de JONES sur les variations saisonnières du taux de carbone dans les sols du Soudan. Se basant sur l'accroissement de la fréquence des fluctuations du carbone dans le sol en saison sèche, cet auteur estime que cette période de l'année serait caractérisée par une intense activité biologique (65).

Nos premières recherches dans ce domaine ont été consignées dans une note présentée à l'Académie des Sciences de Paris en 1959 où nous mettions, pour la première fois, en évidence des décalages importants entre les niveaux des seuils de la cellulolyse, de l'amylolyse et de la glucolyse, et où nous en envisagions les conséquences sur l'immobilisation des éléments minéraux ou la minéralisation de la matière organique (34).

La *sulfoxydation* aux faibles humidités est mieux connue depuis les travaux de MOSER et OLSON, d'où il résulte que ce processus peut apparaître dans les sols relativement secs. Ces auteurs signalent même qu'à la station expérimentale agricole de l'Oregon on aurait observé l'oxydation biologique du soufre dans des sols secs à l'air (92).

L'école russe, en particulier RYBALKINA et KONONENKO, publie depuis 1956 les résultats de ses recherches sur l'influence de l'humidité *sur l'importance relative des différents groupes de la microflore*. C'est ainsi que, dans un sol salé à alcali, lorsque l'humidité passe de la capacité de rétention au champ au niveau du point de flétrissement, le nombre des Bactéries diminue considérablement, alors que celui des Champignons et des Actinomycètes augmente dans de fortes proportions (104).

De leur côté, DOBEREINER et ALVAHYDO travaillant sur le même sujet au Brésil, ont montré qu'il peut y avoir une augmentation importante de la population bactérienne ou fongique en passant de l'état sec à l'air au niveau du point de flétrissement, les résultats variant beaucoup d'un type de sol à l'autre (32).

*
* *

Il n'est pas sans intérêt de rapprocher de ces résultats ceux des recherches effectuées dans le domaine de la transmission des maladies cryptogamiques et celui de la conservation des denrées alimentaires. Comme il serait fastidieux et sans grand intérêt, pour le but que nous poursuivons, de faire une revue, même rapide, de la très abondante littérature concernant ces problèmes, on se contentera de signaler quelques résultats mentionnés par SEMENIUK dans l'ouvrage intitulé « Storage of cereal grains and their products » édité par ANDERSON et ALCOCK (106). D'après cet auteur, les besoins minima en eau des Champignons, exprimés en humidité relative de l'atmosphère, sont compris entre 65 p. 100 (*Aspergillus echinulatus*) et 100 p. 100. Les chiffres les plus bas relevés pour les Bactéries sont de l'ordre de 85 p. 100, ces microorganismes n'intervenant en général qu'à partir de 90 p. 100. Il en résulte que les Champignons sont, dans les stocks de grains ou de produits dérivés, des agents de détérioration particulièrement actifs lorsque l'humidité relative est inférieure à 90 p. 100, à condition bien entendu, que la température et la concentration en oxygène soient suffisantes. Lorsque l'humidité relative s'élève, les Bactéries jouent un rôle aussi important que les Champignons. Toutefois les Bactéries peuvent se développer, même lorsque l'humidité relative est inférieure à 90 p. 100, si l'eau de métabolisme des Champignons provoque la formation de poches d'humidité plus élevée.

*
* *

Les premières recherches fondamentales sur les besoins en eau des microorganismes, qui remontent à 1898 (125), n'ont pas été poursuivies régulièrement ou l'ont été avec des méthodes peu appropriées. Ce n'est qu'en 1950 que fut publié par BURCIK, après huit ans d'expérimentation, une des meilleures études sur ce problème (19). Cet auteur a calculé systématiquement, pour 17 Bactéries (50 souches) et 11 Levures (14 souches), l'humidité relative minimum nécessaire à leur développement. Cette humidité est comprise entre 90 et 99 p. 100 pour les Bactéries testées et 88 à 94 p. 100 pour les Levures qui apparaissent comme nettement moins exigeantes. En conclusion de son travail, BURCIK propose la classification écologique suivante :

- a) *Espèces hygrophiles* : début d'inhibition du développement dès que l'humidité relative est inférieure à 99 p. 100, avec un minimum supérieur à 95 p. 100.
- b) *Espèces xérotolérantes* : début d'inhibition du développement à partir de 98 p. 100, avec minimum inférieur à 95 p. 100.
- c) *Espèces xérophiles* : optimum de développement inférieur à 98,5 p. 100, début d'inhibition à 95 p. 100, avec minimum souvent bien inférieur à 90 p. 100.

Cette classification ne tient compte que des conditions hydriques : lorsqu'on se trouve en présence de modifications de la tension osmotique, soit par un produit chimique neutre, soit par un électrolyte, il faut compléter ces notions d'*hydrophilie* par celles d'*osmophilie* ou d'*halophilie*.

B. — OBJECTIFS ET LIMITES DE LA PRÉSENTE ÉTUDE

Nos connaissances concernant le comportement des microorganismes telluriques aux faibles humidités sont, on le voit, assez sommaires et très disparates. Le but du présent travail a été de reprendre systématiquement à la base et de développer les recherches dans ce domaine. On s'est efforcé plus particulièrement de déterminer les exigences minima, vis-à-vis du facteur eau, des principaux groupements de microorganismes et de préciser l'allure des processus d'origine biologique se déroulant aux humidités voisines ou inférieures au point de flétrissement permanent.

Cette étude supposait, au préalable, la mesure aussi précise que possible des caractéristiques hydriques des sols soumis à l'expérimentation. C'est pourquoi il s'est avéré nécessaire de faire appel conjointement à plusieurs méthodes dont les résultats se recoupaient : méthode hygroscopique, méthode cryoscopique, presse à membrane, centrifugation et méthode biologique de détermination du point de flétrissement permanent du Tournesol.

Elle impliquait, en outre, la mise au point d'une technique valable d'enrichissement et de préparation des échantillons de sol suivant des gammes d'humidité parfaitement définies.

Ce n'est que lorsque ces deux problèmes ont été résolus de façon satisfaisante, qu'il a été possible d'analyser les processus microbiens se déroulant aux faibles humidités.

Le sol est un milieu très complexe essentiellement caractérisé par sa micro-hétérogénéité. On pourrait donc envisager l'étude des microréactions à l'échelle de l'agrégat ou de la particule de matière organique. Tel n'est pas notre but. Ce sont les processus à l'échelle de l'échantillon de quarante à cent grammes qui ont été examinés et analysés par des méthodes biochimiques d'une part, et par des méthodes microbiologiques d'autre part. Dans le premier cas, on s'est limité à la mise en évidence des phénomènes de minéralisation ou d'immobilisation d'éléments minéraux, tels que nitrates, sulfates, phosphates, intervenant directement dans l'alimentation des plantes supérieures, sans se préoccuper des étapes intermédiaires. Dans le deuxième cas, on s'est appuyé très souvent sur la notion très féconde de groupements physiologiques, sans chercher à étudier le comportement des espèces bactériennes ou fongiques isolées. Loin de nier l'intérêt des recherches sur la physiologie ou sur la biochimie des souches pures, nous estimons que l'étude des populations bactériennes mélangées — « mixed bacterial populations » de certains auteurs de langue anglaise — doit passer en priorité. Cette méthode de travail est d'ailleurs conforme aux principes de la microbiologie écologique définie par WINOGRADSKY qui, en 1947, écrivait que le « fonctionnement de la microflore ne devait pas être envisagé comme la somme des activités individuelles, mais comme le travail d'un collectif autoréglable » (123).

D'après NORMAN, « au cours des 25 dernières années, un des progrès réellement significatifs dans la compréhension des processus se déroulant dans le sol, a été constitué par la mise en évidence de l'interdépendance des cycles du carbone et de l'azote, des cycles du carbone et du phosphore, des cycles du carbone et du soufre, etc. En d'autres termes, il ne peut y avoir décomposition sans synthèse concomitante, ou il ne peut y avoir désassimilation sans assimilation concomitante » (94). Aussi nous a-t-il semblé indispensable de compléter l'étude des phénomènes de minéralisation dans le cadre de chacun des grands cycles biologiques, par celle des processus d'immo-

bilisation résultant de l'interaction entre ces cycles. Dans ce travail, nous nous sommes volontairement limité aux interactions entre les cycles du carbone et de l'azote.

La microflore tellurique n'intervient pas uniquement dans les processus de transformation de la matière organique, ou de libération ou d'immobilisation d'éléments nutritifs nécessaires aux plantes supérieures ; elle peut aussi modifier certaines caractéristiques physiques des sols et plus particulièrement leur structure. C'est pourquoi il est apparu nécessaire de consacrer un chapitre à ce problème qui, jusqu'à présent, n'a, malgré son importance, été abordé que trop rarement par les microbiologistes du sol.

A chaque fois que cela a été possible, les phénomènes biologiques ont été examinés d'un point de vue cinétique. On ne peut, en effet, en écologie microbiologique, dissocier le facteur temps du ou des autres facteurs. Mais, pour des raisons matérielles, on a dû souvent réduire le nombre des mesures dans le temps, afin d'effectuer toujours un nombre de répétitions assez élevé pour permettre une analyse statistique correcte.

Afin d'élargir la portée de notre étude expérimentale, nous avons systématiquement testé chacun des représentants des grands types pédologiques existant dans la zone subaride et dans la zone tropicale sèche de l'Ouest africain.

CHAPITRE PREMIER

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LES MÉTHODES D'INVESTIGATION

A. — RAPPEL DE QUELQUES NOTIONS FONDAMENTALES CONCERNANT L'ÉTAT DE L'EAU DANS LE SOL. ÉTABLISSEMENT DES COURBES DE pF

I. — *Notions d'abaissement d'énergie libre et de pF , notion de tension*

Dans l'étude des rapports du sol et de l'eau, les deux grandeurs auxquelles on se réfère sont, d'une part le taux d'humidité, d'autre part l'énergie libre de l'eau du sol.

Le taux d'humidité du sol — exprimé en pourcentage de la terre séchée à 105°C — est une donnée indispensable dans certains cas, notamment pour évaluer d'une façon absolue la quantité d'eau présente dans une épaisseur donnée de terre, soit encore, par différence, la quantité d'eau extraite de ce sol. Mais cette grandeur ne renseigne nullement sur la disponibilité de l'eau du sol pour les plantes supérieures ou la microflore. C'est ainsi qu'on peut voir « les végétaux flétrir dans une tourbe contenant 40 p. 100 d'eau et demeurer turgescents dans un sable contenant 10 p. 100 d'eau. Du point de vue physiologique, on doit considérer comme humide le sable à 10 p. 100 et comme sèche la tourbe à 40 p. 100 d'humidité » (52). Pour exprimer la plus ou moins grande facilité du sol à céder l'eau qu'il retient, il est nécessaire d'adjoindre à la notion de taux d'humidité une autre notion : la notion d'*abaissement d'énergie libre* de l'eau liée au sol par rapport à l'eau libre.

Cet abaissement d'énergie libre ΔF est attribuable, d'une part aux phénomènes de capillarité et d'adsorption, d'autre part aux phénomènes d'origine osmotique. Comme la valeur de ΔF s'élève très rapidement dans le domaine des faibles humidités, au lieu du chiffre ΔF lui-même, on utilise souvent son logarithme que l'on désigne par le symbole pF , ΔF étant exprimé en g. cm /g.

On vient de rappeler que l'eau est liée au sol par des mécanismes différents. En pratique, ces liaisons sont mises en évidence par des méthodes diverses qui sont à l'origine d'une terminologie assez complexe. C'est ainsi que, par exemple, on a tendance à considérer, comme eau retenue dans les capillaires, celle que l'on met en évidence par un tensiomètre et à considérer, comme eau retenue par les phénomènes osmotiques, celle dont le point de congélation se trouve abaissé. C'est dans cet esprit que nous serons amené à parler de *tension capillaire* ou de *tension osmotique*, tensions dont la résultante est souvent désignée, par les auteurs de langue anglaise, sous l'expression de *total moisture stress*.

La tension de l'eau du sol peut s'exprimer en g/cm². On utilise aussi souvent comme unité le bar ainsi que l'atmosphère. Une tension d'une atmosphère corres-

pond à 1 033 g/cm² dans les conditions normales ; mais, pour l'établissement de la table d'équivalence entre les pF et les tensions exprimées en atmosphères (tableau 1), on a arrondi à 1 000 le facteur de conversion, cette approximation étant très suffisante dans la pratique.

TABLEAU I

Table d'équivalence entre les valeurs du pF et de la tension d'eau dans le sol exprimée en atmosphères (kg/cm²).

pF	Tension en atmosphères	pF	Tension en atmosphères
0	1/1 000	4,6	40
1	1/100	4,7	50
2	1/10	4,8	63
2,7	1/2	4,9	79
3,0	1	5,0	100
3,7	5	5,1	125
3,8	6	5,2	158
3,9	8	5,3	200
4,0	10	5,4	251
4,1	12	5,5	316
4,2	16	5,6	398
4,3	20	5,7	501
4,4	25	6,0	1 000
4,5	32	7,0	10 000

Notre travail ayant pour objet l'étude des processus se déroulant aux faibles humidités, on a renoncé à exprimer les résultats directement en fonction de l'abaissement d'énergie libre ou de la tension de l'eau, car les chiffres correspondants auraient présenté des variations trop importantes. On a donc adopté la notation en pF, dont la conversion en tensions exprimées en atmosphères est d'ailleurs immédiate grâce à la table d'équivalence (tableau 1). Toutefois, à l'occasion de certaines synthèses, on a donné les résultats à la fois en pF et en tensions en atmosphères.

2. — Point de flétrissement permanent

Le point de flétrissement permanent ou pourcentage de fanaison permanente est « le taux d'humidité qui détermine la limite inférieure en eau à laquelle peut être porté un sol donné, sans risquer de faire subir à une plante déterminée, des dommages irréversibles. Cette grandeur est définie sur une base biologique, contrairement à la capacité de rétention et à l'humidité équivalente, qui sont des constantes physiques... On considère généralement que le pF 4,2 correspond à l'humidité du sol au pourcentage de fanaison permanente. Il s'agit là d'une valeur moyenne qui ne peut pas être extrapolée à tous les végétaux et à tous les sols. Mais en pratique, l'erreur sur le pourcentage d'humidité correspondant à la fanaison permanente ne saurait être appréciable » (101). C'est le Tournesol qui est, en général, utilisé au laboratoire pour la détermination du point de flétrissement permanent. Cette plante a l'avantage de donner une indication très nette du point de flétrissement et les résultats sont très reproductibles (82).

3. — Établissement des courbes de pF en fonction du pourcentage d'humidité.

La traduction des pourcentages d'humidité en pF suppose l'établissement préalable de courbes de pF précises pour chacun des sols examinés. Dans les sols utilisés ici, on a pu négliger la tension osmotique. C'est pourquoi, pour la construction des courbes de pF , il a été possible d'utiliser, sans correction, la technique de tension de vapeur, la technique des membranes et la cryoscopie.

a) Technique des tensions de vapeur (ou hygroscopique).

Pour les pF élevés, compris entre 5,6 et 4,9, on a adopté la méthode d'équilibre statique qui consiste à laisser les échantillons de sol en contact, dans des exsiccateurs avec des atmosphères à humidité relative réglée par solutions saturées (tableau 2).

TABLEAU 2

Humidité relative de l'atmosphère et tension de l'eau dans le sol en équilibre avec des solutions saturées.

	Humidité relative à 30°C	Tension en atmosphères	pF approximatif
Chlorure de sodium.....	74,7 %	415	5,6
Chlorure de potassium.....	83,7 %	254	5,4
Phosphate monoammonique	92,0 %	119	5,1
Phosphate disodique	94,8 %	76	4,9

L'inconvénient majeur de cette méthode est d'exiger une très longue période pour atteindre l'équilibre. Aux humidités étudiées, il est nécessaire de laisser les sols en contact pendant 6 semaines à une température aussi constante que possible ($30 \pm 1^\circ C$). On a admis que la variation du pF en fonction du pourcentage d'humidité H , entre les pF 5,6 et 4,2, était représentée par une droite. On a donc calculé, pour chacun des sols, l'équation de la droite

$$pF = aH + b$$

à partir des chiffres obtenus par la méthode d'équilibre statique. L'humidité au point de flétrissement permanent, c'est-à-dire au pF 4,2 (tension de 16 atmosphères), a été déterminée par extrapolation à partir de ces équations. L'expérience a montré que, dans tous les cas, le pourcentage d'humidité ainsi calculé correspondait, à l'erreur expérimentale près, au pourcentage d'humidité mesuré directement sur le sol au moment du flétrissement des plants de Tournesol (tableau 14).

b) Presse à membrane de RICHARDS.

La presse à membrane de RICHARDS a été utilisée pour l'établissement des courbes entre les pF 4,0 et 2,7. On a observé encore ici une concordance satisfaisante entre les résultats de détermination de l'humidité au point de flétrissement par la méthode de tension de vapeur, la méthode du Tournesol et la méthode de la presse à membrane (tableau 14).

c) *Méthode cryoscopique.*

On n'a utilisé cette méthode qu'à titre de référence, dans l'intervalle de pF 4,0-3,0 et pour trois sols seulement. Ces trois sols ont été choisis de sorte que leurs caractéristiques physiques correspondent à trois niveaux de richesse en argile :

- sol ferrallitique KA très argileux (32 p. 100 d'argile) ;
- sol d'argile noire tropicale TH argileux (24 p. 100 d'argile) ;
- sol d'argile noire tropicale PT relativement moins argileux (19 p. 100 d'argile).

Pour tenir compte de l'erreur due au fait que la mesure n'a pas été effectuée à l'équilibre thermique, on a appliqué au pF la correction arbitraire de — 0,06 préconisée par certains auteurs (101). On a admis que, dans l'intervalle de pF 4,0-3,0 où l'on opérait, la fonction $pF = f(H)$, H représentant le pourcentage d'humidité, était linéaire et on a établi les équations des droites pour ces trois sols. On a ensuite calculé par extrapolation le pourcentage d'humidité au pF 4,2.

Il ressort du tableau 3 qu'il existe une concordance satisfaisante entre les chiffres de pourcentage d'humidité au pF 4,2 calculés par les différentes méthodes : méthode hygroscopique, méthode de la presse à membrane, méthode cryoscopique et méthode biologique (flétrissement de jeunes plants de Tournesol). On remarquera toutefois que la méthode cryoscopique donne des résultats un peu trop élevés et la méthode hygroscopique des résultats un peu trop faibles par rapport à la méthode biologique.

TABLEAU 3

Détermination comparée de l'humidité au point de flétrissement par la méthode cryoscopique, la méthode hygroscopique, la méthode de la presse à membrane et la méthode biologique (Tournesol).

Type de sol	Référence	Équation de la droite établie par cryoscopie	Humidité au pF 4,2			
			Extrapolation méthode cryoscopique	Extrapolation méthode hygroscopique	Presse à membrane	Tournesol
Sol ferrallitique	KA	$pF = -0,149H + 6,59$	16,0	15,2	15,0	15,9
Sol d'argile noire tropicale	TH	$pF = -0,087H + 5,30$	12,6	11,5	12,2	12,1
Sol d'argile noire tropicale	PT	$pF = -0,093H + 4,93$	7,9	7,6	8,1	7,8

d) *Centrifugation.*

On a déterminé pour tous les sols l'humidité équivalente qui n'est autre que le taux d'humidité d'échantillons soumis à une force centrifuge de 1 000 g (g étant l'accélération due à la pesanteur). Le pF théorique du sol soumis à une centrifugation de 2 440 tours/minute est de 3,0 ; en fait l'expérience a montré qu'il était plutôt de l'ordre de 2,7. C'est ce dernier chiffre qui a été adopté ici.

B. — PRINCIPE DES MÉTHODES D'INVESTIGATION

Le principe des techniques expérimentales utilisées pour l'étude du comportement de la microflore tellurique aux faibles humidités est simple.

On prépare une gamme d'échantillons de sol à des humidités échelonnées depuis l'état sec à l'air jusqu'à une humidité légèrement supérieure à celle qui caractérise le point de flétrissement permanent. En outre, afin de constituer une base de référence pour les fortes humidités, on ajoute une série d'échantillons amenés à l'humidité équivalente. Tous ces échantillons, après un équilibre de 7 jours, sont enrichis ou non en substances métabolisables. Avant et après une incubation d'une durée variable, on effectue, soit des dosages quantitatifs ou qualitatifs portant sur les métabolites eux-mêmes (glucose, amidon, tyrosine, etc.) ou sur les produits du métabolisme (NH_3 , NO_3 , CO_2 , etc.), soit des numérations des différents groupements de microorganismes.

En fait, l'application de ces méthodes s'est heurtée à certaines difficultés théoriques et pratiques que nous examinerons successivement.

C. — TECHNIQUES DE PRÉPARATION DES GAMMES D'ÉCHANTILLONS DE SOLS A HUMIDITÉS ÉCHELONNÉES

La gamme d'échantillons à humidités échelonnées entre l'état sec à l'air et une humidité légèrement supérieure au point de flétrissement permanent peut être préparée suivant l'une ou l'autre des trois techniques suivantes :

- a) Dessèchement de plus en plus poussé d'échantillons préalablement humidifiés.
- b) Humidification des échantillons par adjonction directe d'eau suivie d'un malaxage.
- c) Humidification des échantillons par mise en équilibre dans des enceintes fermées où l'humidité relative est maintenue à des niveaux bien déterminés.

1. — *Dessèchement des échantillons préalablement humidifiés*

La technique adoptée consiste à amener des échantillons à une humidité approximativement égale à une fois et demi celle du point de flétrissement et, après un équilibre de 48 heures dans un récipient étanche, à les faire dessécher en les agitant constamment. En arrêtant la dessiccation à différents stades, on obtient une gamme d'échantillons à humidités échelonnées. Pour les humidités correspondant à un degré hygrométrique inférieur à 84 p. 100, il est recommandé de faire la dessiccation dans des étuves hygrométriques réglées à différentes humidités.

Cette méthode a été utilisée à titre de référence puisqu'elle se rapproche du processus de dessèchement au champ. Mais elle est longue et fastidieuse et nous lui avons préféré la méthode d'humidification.

2. — *Humidification des échantillons par adjonction directe d'eau suivie d'un malaxage*

L'établissement de l'échelle d'humidification est très simple lorsqu'on connaît l'humidité au point de flétrissement de chaque sol étudié. Si l'on se fixe à 4 le nombre des points intermédiaires à déterminer entre l'humidité du sol sec à l'air (H_a) et

l'humidité du sol au point de flétrissement (H_f), l'apport élémentaire d'eau (H_e) a pour valeur

$$H_e = \frac{H_f - H_a}{5}.$$

L'échelle d'humidification s'établit donc comme suit :

$$H_0 = H_a$$

$$H_1 = H_a + \frac{H_f - H_a}{5}$$

$$H_2 = H_a + \frac{H_f - H_a}{5} \times 2$$

.....

$$H_5 = H_a + \frac{H_f - H_a}{5} \times 5$$

Les pF obtenus sont de l'ordre de grandeur de 5,7 — 5,3 — 5,0 — 4,7 — 4,4 — 4,1.

Comme l'humidification a toujours été faite sur des échantillons de sol qui étaient en équilibre avec une atmosphère caractérisée par une humidité relative sensiblement constante de 72 p. 100, l'échantillon le plus sec dans chaque gamme expérimentale a donc eu un pF de 5,7.

En réalité, pour simplifier les manipulations, le chiffre H_e a été arrondi de sorte que les pF des échantillons humidifiés s'écartent des valeurs moyennes 5,3 — 5,0 — 4,7 — 4,4 — 4,1, ce qui ne présente aucun inconvénient car la valeur exacte des pF, pour chaque humidité et pour chaque sol, a été ensuite recalculée à partir des équations figurant au tableau 14.

Lorsqu'on humidifie directement les échantillons, on fait suivre le malaxage d'une mise en équilibre de 7 jours afin de permettre à l'eau de diffuser uniformément dans toute la masse. C'est après cet équilibre que l'on procède à l'enrichissement. La validité de cette méthode est prouvée par le fait que, lors des expériences sur la disparition de substances métabolisables (glucose, amidon, tyrosine), on observe bien une *disparition totale* de ces substances, si la durée d'incubation est suffisamment longue et si l'on s'est placé au-dessous de seuil. Si l'humidification n'était pas homogène, certaines zones de l'échantillon auraient une humidité trop faible pour permettre l'activité biologique et il resterait encore, à la fin de l'expérience, une certaine quantité de la substance incorporée. Il est à noter que, pendant la période d'équilibre de 7 jours, il y a, surtout aux humidités les plus élevées, une évolution de la microflore ou de la teneur du sol en différents produits du métabolisme résultant de l'activité de cette microflore ; il en est tenu compte systématiquement, puisqu'à chaque échantillon enrichi correspond un témoin qui n'a reçu aucun apport supplémentaire.

3. — *Humidification des échantillons par mise en équilibre avec une atmosphère à humidité relative fixe*

L'inconvénient majeur de l'humidification directe suivie de malaxage pourrait résider dans le fait que la structure de l'échantillon est considérablement modifiée. En réalité, cette perturbation ne s'est pas révélée gênante pour la plupart des proto-

coles expérimentaux car le malaxage, tel que nous le pratiquons, ne détruit pas les pores de très petit diamètre qui seuls interviennent dans la zone d'humidité étudiée.

Par contre, pour l'étude de l'évolution de la stabilité structurale en liaison avec l'activité biologique du sol aux faibles humidités, il a été nécessaire d'utiliser la technique d'équilibre des échantillons avec une atmosphère à humidité relative fixée par une solution saturée. On reviendra sur la description de cette technique au chapitre IX.

4. — Comparaison de la méthode de dessèchement et de la méthode d'humidification

On sait que, par suite du phénomène d'hystérésis, à un même pF, correspond une humidité plus élevée dans le cas de la dessiccation que dans celui de l'humidification (30). On a cherché à évaluer l'importance du phénomène d'hystérésis au pF 5,1. Pour deux sols, la différence d'humidité observée est très faible et n'est d'ailleurs significative qu'avec une probabilité $P = 0,05$ (tableau 4).

TABLEAU 4

*Importance du phénomène d'hystérésis après un équilibre de 7 jours
avec une atmosphère d'humidité relative fixée à 92 % (pF = 5,1).*

Référence	Teneur en eau du sol dans le cas		A	
	de dessèchement	d'humidification	P = 0,05	P = 0,01
PT	5,22	5,08	0,12	0,18
SOR-130-II	2,75	2,41	0,34	0,51

TABLEAU 5

Comparaison des deux méthodes de préparation de la gamme d'humidités échelonnées.

Nature du seuil	Sol		Humidité % au niveau du seuil dans le cas		Différence
	Type	Réf.	de dessè- chement	d'humidi- fication	
Cellulolyse (une semaine d'incubation)	Argile noire tropicale	TH	10,69	10,17	— 0,52*
	Sol ferrugineux tropical lessivé	DH	1,78	1,80	+ 0,02
Cellulolyse (deux semaines d'incubation)	Argile noire tropicale	TH	10,50	10,04	— 0,46*
	Sol ferrugineux tropical lessivé	DH	1,75	1,66	— 0,09

*Seules sont significatives, et seulement pour $P = 0,05$, les différences marquées d'un astérisque.

L'incidence du phénomène d'hystérésis sur la détermination de l'humidité au niveau des seuils a été vérifiée dans le cas de la cellulolyse avec deux durées d'incubation suivant la technique décrite au chapitre IV, par. D. Les résultats de cette expérience de contrôle, qui figurent au tableau 5, montrent qu'il y a effectivement, pour l'un des sols testés (TH), une différence d'humidité au niveau des seuils de

cellulolyse ; mais cette différence n'est significative que pour $P = 0,05$. Quant à l'autre sol (DH), on n'observe aucune différence significative entre le cas de dessèchement et celui de l'humidification.

L'erreur que l'on commet en ne tenant pas compte de l'hystérésis est négligeable par rapport à l'erreur expérimentale dans le cas des sols à faible rétention hydrique du type DH. Elle est un peu plus élevée dans le cas des sols à forte rétention hydrique du type TH ; mais elle n'est alors significative que pour $P = 0,05$ et non pour $P = 0,01$.

5. — *Auto-humidification*

L'eau de métabolisme — *metabolic water* des auteurs de langue anglaise — qui se forme au cours de la dégradation des substances incorporées ou préexistant naturellement dans le sol, peut contribuer dans une certaine mesure à accroître le pourcentage d'humidité du sol, permettant ainsi une accélération des processus biologiques qui pourrait être sensible dans les sols pauvres en colloïdes argileux et humiques. Nous n'avons pu vérifier cette hypothèse, sans doute parce que les quantités de substances énergétiques ajoutées aux échantillons de sol étaient trop faibles.

D. — ENRICHISSEMENT DES ÉCHANTILLONS

1. — *Nécessité de l'enrichissement*

Il est parfois possible de mettre en évidence, après l'incubation, des modifications de l'activité biologique ou de certaines caractéristiques chimiques dans des échantillons de sol simplement humidifiés. Mais, en général, ces modifications sont trop faibles ou seulement de l'ordre de grandeur de la précision des méthodes de dosage, de sorte qu'il apparaît nécessaire de procéder à des enrichissements avec les substances dont on étudie le métabolisme. D'autre part, le sol peut ne pas renfermer, ou ne renfermer qu'à dose trop faible, ces métabolites. Il est évident que l'enrichissement est, encore dans ce cas, indispensable.

2. — *Inconvénients de l'enrichissement*

On peut, par contre, objecter que l'enrichissement perturbe profondément à la fois le milieu physique et le milieu biologique.

NORMAN estime que trop d'expériences en microbiologie du sol ont été conduites à des niveaux énergétiques anormalement élevés alors que la microflore du sol est caractérisée, en général, par un niveau relativement bas (94). Nous répondrons à cette critique qu'assez souvent le sol se trouve spontanément placé à des niveaux énergétiques relativement élevés, soit dans les horizons supérieurs, soit au niveau des racines des plantes ou dans la zone d'enfouissement des résidus des récoltes. Dans les sols forestiers, il est classique d'observer en surface un enrichissement considérable portant à la fois sur la matière organique et les éléments minéraux (75, 77, 87).

Lors de l'incorporation au sol d'une matière organique étrangère, une interaction peut apparaître entre la décomposition de la matière organique préexistant dans le sol et celle de la matière organique ajoutée. C'est ainsi que HENIN rappelle qu'on a prouvé, au moyen du C^{14} , qu'un apport de matière organique fraîche entraîne une réactivation de l'humus ancien préexistant dont la décomposition subit un

nouveau départ (58). Pour éliminer cette interaction, on peut imaginer la substitution au sol d'un support artificiel tel que le sable lavé (8). Mais nous estimons que cette façon de procéder est trop artificielle et s'éloigne par trop de l'esprit dans lequel

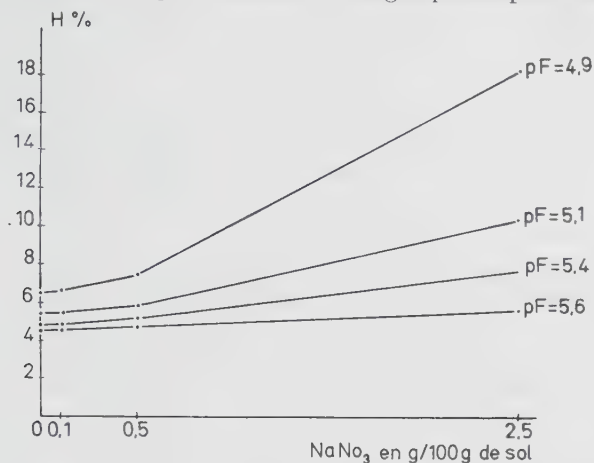


FIG. 1. — Influence de l'adjonction de doses croissantes de nitrate de potassium sur la teneur en eau (H%) d'un sol d'argile noire tropicale (BAN) après un équilibre de 7 jours sur des solutions saturées destinées à amener le pF à 4 niveaux différents.

TABLEAU 6

Influence de doses croissantes d'enrichissement en nitrate de sodium sur la teneur en eau d'échantillons d'argile noire tropicale en équilibre avec des atmosphères à humidité relative de 74,7 %, 83,7 %, 92,0 %, 94,8 %.

Humidité relative de l'atmosphère	pF du sol	Dose de nitrate de sodium	Pourcentage d'humidité	A	
				P = 0,05	P = 0,01
74,7 %	5,6	0	4,47	0,16	0,22
		0,1 %	4,47		
		0,5 %	4,65		
		2,5 %	5,83		
83,7 %	5,4	0	4,85	0,14	0,19
		0,1 %	4,81		
		0,5 %	5,05		
		2,5 %	6,91		
92,0 %	5,1	0	5,51	0,36	0,52
		0,1 %	5,53		
		0,5 %	5,96		
		2,5 %	10,50		
94,8 %	4,9	0 %	6,46	0,35	0,49
		0,1 %	6,62		
		0,5 %	7,43		
		2,5 %	18,19		

a été conçu notre travail. D'autre part, les sols de l'Ouest africain, notamment dans les zones subarides, sont, pour la plupart, pauvres en matière organique (tableau 15), de sorte que cette interaction peut être négligée. Même lorsqu'elle est relativement importante, elle ne peut avoir que peu d'influence sur le niveau des seuils.

Plus grave est l'objection relative aux modifications du milieu physique. En effet, l'apport dans le sol de substances minérales ou organiques solubles entraînent un accroissement sensible de la tension osmotique. Ainsi l'adjonction à un sol d'argile noire tropicale (BAN) de nitrate de sodium se traduit, pour une même humidité, par un accroissement de la tension globale de l'eau dans le sol qu'il est facile de mettre en évidence par la technique des tensions de vapeur (figure 1 et tableau 6). Cet accroissement de tension, dans l'expérience que nous avons montée, est d'autant plus important que le sol se trouve à un niveau d'humidité plus élevé et que la concentration en sel soluble est plus importante. Mais on remarquera que, pour des teneurs en nitrate de sodium de 1 pour mille, l'accroissement observé est inférieur à l'erreur expérimentale. *On peut donc négliger l'accroissement de tension globale si les enrichissements en substances sont effectués à des doses suffisamment faibles.*

Il ne faut pas oublier qu'en outre, lorsque la substance soluble est facilement métabolisable (glucose, saccharose, etc.), sa teneur a tendance à diminuer rapidement au cours de sa dégradation, de sorte que l'accroissement de tension osmotique, provoqué par son incorporation au sol, s'atténue progressivement.

AYERS et CAMPBELL ont souligné d'autre part que, lorsque la concentration des substances dissoutes devient élevée mais, si l'on se place dans la gamme des faibles humidités, le facteur osmotique acquiert, dans ces conditions, une faible importance vis-à-vis des autres facteurs de rétention (6).

Quoiqu'il en soit, il faut reconnaître que certains des enrichissements adoptés ici ont entraîné parfois une augmentation de la tension globale qui, bien que souvent faible ou très faible, ne doit pas être passée sous silence. Fort heureusement l'erreur résultante lorsqu'elle existe, joue dans un sens tel que les seuils sont décalés vers des humidités plus élevées, de sorte que les chiffres que nous avançons correspondent toujours à des pF minima.

3. — Enrichissement en sels minéraux

Les sols d'Afrique Occidentale utilisés dans la présente étude sont caractérisés, en général, comme beaucoup de sols tropicaux, par une grande pauvreté en éléments minéraux nécessaires à la nutrition de la microflore. Aussi, avons-nous jugé nécessaire d'ajouter systématiquement aux substances étudiées un mélange minéral apportant les macroéléments indispensables à leur métabolisation.

La méthode respirométrique met bien en évidence l'effet très favorable, sur l'activité biologique globale, d'un mélange minéral azoté. Ce fait déjà signalé par divers auteurs dont WAKSMAN et GERRETSEN (119), OLSON et MC CALLA (96), pour des taux d'humidité voisins de l'humidité équivalente, a été vérifié au niveau du point de flétrissement sur deux sols de l'Ouest africain : un sol ferrugineux tropical peu lessivé, mal tamponné, de pH 5,3 (DIOR-61) et d'un sol d'argile noire tropicale assez bien tamponné de pH 6,2 (PT-61). Dans ce but, on a comparé le dégagement d'anhydride carbonique dans des échantillons enrichis ou non en une matière énergétique (cellulose ou amidon), avec et sans l'apport minéral azoté (MN) suivant exprimé en mg pour 100 g de sol :

Mélange minéral SI	15 mg
Nitrate de potassium	75 mg
Carbonate de calcium précipité	100 mg

la composition du mélange minéral SI étant la suivante :

Phosphate monopotassique.....	50,000 g
Carbonate de magnésium	25,000 g
Chlorure de sodium	25,000 g
Carbonate de fer	0,500 g
Carbonate de manganèse	0,500 g
Soufre sublimé	0,300 g

Les résultats de cette expérience rassemblés au tableau 7 confirment ceux qu'avaient été obtenus antérieurement à des humidités plus élevées.

TABLEAU 7

Influence de l'apport d'un mélange azoté (MN) sur le dégagement de gaz carbonique dans deux types de sol maintenus au pF 4,2.

Type de sol	Humidité		Enrichissement	pH en fin d'expérience			mg CO ₂ /100 de sol g/7 j		
	H %	pF		sans MN	avec MN	A (P = 0,05)	sans MN	avec MN	A (P = 0,05)
Sol ferrugineux tropical non lessivé (DIOR-61).	1,1	4,2	Aucun	5,32	7,70	0,13	3,3	28,6	7,1
			Amidon (0,5 %)	4,85	7,62	0,13	32,9	141,2	7,1
			Cellulose (0,5 %)	5,20	7,65	0,13	8,8	27,5	7,1
Argile noire tropicale (PT-61).	9,7	4,2	Aucun	6,12	6,97	0,19	18,7	16,2	7,7
			Amidon (0,5 %)	6,22	7,27	0,19	118,2	250,5	7,7
			Cellulose (0,5 %)	6,42	7,07	0,19	29,2	52,0	7,7

C'est ainsi que, dans le cas de l'enrichissement en cellulose, l'adjonction du mélange MN multiplie le dégagement de CO₂ par deux (sol PT-61) ou même trois (sol DIOR-61). On notera que l'effet de l'apport minéral complémentaire est d'autant plus marqué que le sol traité est, à l'origine, moins bien pourvu en réserves minérales ; ce fait explique que le sol ferrugineux tropical non lessivé (DIOR-61) réagit plus nettement encore que le sol d'argile noire tropicale (PT-61) dont la richesse en éléments minéraux nutritifs est bien supérieure.

C'est également sur ces deux sols de l'Ouest africain maintenus à une humidité voisine du point de flétrissement qu'on a étudié l'influence, sur la nitrification, du mélange minéral apporté à la dose suivante exprimée en mg pour 100 g de sol :

Mélange minéral SI	3 mg
Carbonate de calcium précipité	500 mg

Il ressort du tableau 8 que l'effet favorable de l'apport du mélange minéral n'est significatif que dans le cas du sol d'argile noire enrichi en caséine. On verra ultérieurement que cette expérience conduite à une telle humidité ne pouvait donner des résultats très nets car elle correspond à la zone hydrique marginale de la nitrification.

L'efficacité de mélange minéral azoté (MN) démontrée par la méthode respirométrique n'a été confirmée qu'en partie par la méthode de numération de la microflore bactérienne totale sur le *sodium albumenate agar* de WAKSMAN (64, 107). Le

tableau 9 révèle, en effet, qu'on n'observe un accroissement nettement significatif de la densité de la microflore que dans le cas de l'enrichissement en amidon dans le sol DIOR qui est le moins bien tamponné.

TABLEAU 8

Influence de l'apport d'un mélange minéral (W2) sur la nitrification dans deux types de sol maintenus au pH 4,2.

Type de sol	Référence	Humidité		Enrichissement	N-NO ₃ après 4 semaines d'incubation		
		H %	pF		sans W2	avec W2	A (P = 0,05)
Sol ferrugineux tropical peu lessivé.	DIOR	1,1	4,2	Aucun	2,7	2,7	2,8
				Caséine (0,127 %)	5,5	7,7	2,8
Argile noire tropicale.	PT-61	9,6	4,2	Aucun	13,2	13,0	6,3
				Caséine (0,127 %)	64,2	75,2	6,3

Il résulte de ces expériences que l'enrichissement en sels minéraux n'apparaît vraiment indispensable que dans le cas de l'incorporation au sol d'un métabolite dont la dose anormale perturbe l'équilibre ionique qu'il est nécessaire de rétablir.

TABLEAU 9

Influence de l'apport d'un mélange minéral riche en carbonate de calcium sur la prolifération de la microflore bactérienne totale dans un sol ferrugineux tropical peu lessivé et dans un sol d'argile noire tropicale maintenus au pH 4,1.

Type de sol	Durée d'incubation	Témoin	Mélange minéral MN	Amidon	Amidon + mélange minéral MN	A	
						P = 0,05	P = 0,01
Sol ferrugineux tropical peu lessivé DIOR.	1 semaine	6,50	6,70	6,70	7,07	0,28	0,40
	2 semaines	6,73	6,63	6,70	7,40	0,25	0,36
	4 semaines	6,77	6,77	6,70	7,50	0,25	0,34
Argile noire tropicale TH.	1 semaine	7,47	7,30	8,30	8,47	0,29	0,42
	2 semaines	7,60	7,47	8,47	8,60	0,44	0,65
	4 semaines	7,23	7,47	8,20	8,23	0,39	0,57

Les chiffres sont exprimés en logarithme de la densité par gramme de sol sec à l'air. Dans les échantillons non incubés, les densités exprimées en logarithme étaient respectivement de 6,37 et 7,20 pour les sols DIOR et TH.

Bien entendu, la composition du mélange minéral varie suivant le processus envisagé. Si l'on étudie le métabolisme du soufre, le mélange ne contient pas de soufre. Si l'on étudie la dégradation d'un hydrate de carbone, le mélange contient assez d'azote pour que le rapport C/N ait une valeur donnée, etc. Notons enfin que, pour éviter une augmentation de la tension osmotique, l'enrichissement en calcium a toujours été effectué avec le carbonate.

On a ajouté une dose de carbonate de calcium particulièrement élevée dans le cas de l'étude de certains processus, notamment ceux de minéralisation de l'azote (0,5 p. 100), de minéralisation du phosphore et de sulfoxydation (1 p. 100), afin d'éviter une modification trop importante du pH dans les sols mal tamponnés. Cette dose a été beaucoup plus faible, lors de l'étude des processus de dégradation du carbone organique (0,1 p. 100 en général).

Un exemple particulièrement frappant de la nécessité de l'adjonction du carbonate de calcium et de sels minéraux est fourni par l'expérience résumée au tableau 10, d'où il ressort que cette adjonction apparaît, en effet, indispensable à la mise en évidence de la prolifération des microorganismes sulfoxydants.

Les formules d'enrichissement en sels minéraux ont été inspirées des formules utilisées pour la préparation des milieux destinés à la culture des germes appartenant aux différents groupements physiologiques correspondants (97).

TABLEAU 10

Influence de l'apport d'un mélange minéral riche en carbonate de calcium sur la prolifération des germes sulfoxydants dans un sol ferrugineux tropical lessivé (DH) mis à l'incubation au pF 4,3 pendant 6 semaines.

Enrichissement	pH		Densité des germes sulfoxydants après incubation (en logarithme)
	avant incubation	après incubation	
Aucun	6,60	6,57	3,70
Soufre sublimé (0,2 %)	6,53	5,47	3,57
Soufre sublimé (0,2 %) et mélange minéral apportant au sol 1 % de CaCO_3	7,23	7,30	4,33
A (P = 0,05)	0,19		0,47
A (P = 0,01)	0,27		0,69

4. — Influence des principaux types d'enrichissement utilisés sur le pF du sol

On a vu, au chapitre I par. D, qu'au lieu d'étudier l'influence de l'enrichissement sur le pF du sol, il revenait au même d'étudier cette influence sur le taux d'humidité de ce sol maintenu à un pF constant. C'est en se basant sur cette considération qu'on a vérifié dans quelle mesure les différents types d'enrichissement adoptés dans la présente étude expérimentale étaient susceptibles d'entraîner une modification significative du pF. On a utilisé, pour cette vérification, le sol d'argile noire tropicale TH, qui a été amené et maintenu 7 jours au pF 5,1 dans une étuve hygroskopique équipée d'un brasseur d'air.

Après ce traitement on a observé :

— dans les échantillons non enrichis, un accroissement du taux d'humidité de 2,15 p. 100 (taux d'humidité avant passage à l'étuve hygroskopique : 5,24 p. 100 ; après passage : 7,39 p. 100).

— dans les échantillons enrichis, un accroissement du taux non significativement différent de celui observé dans les échantillons non enrichis, sauf dans le cas de l'apport de la forte dose de glucose (2 p. 100) utilisée dans l'étude de l'évolution de la stabilité structurale. On verra au chapitre IX que, dans ce dernier cas, un artifice expérimental a permis d'éliminer l'inconvénient résultant de la modification du pF.

On est donc en droit de conclure que, dans les conditions expérimentales où nous nous sommes placé, les tensions d'origine osmotique peuvent être négligées par rapport aux autres forces de rétention.

Conclusion relative à la validité de la technique expérimentale

Les différentes expériences de contrôle que l'on vient de décrire aux paragraphes C et D ci-dessus concourent à démontrer la validité de la technique expérimentale fondée sur :

- la préparation par humidification directe, suivie de malaxage, des gammes d'échantillons de sol ;
- l'emploi de formules d'enrichissement ne modifiant pas significativement la tension osmotique.

On a pu vérifier d'une part que la technique d'humidification directe donnait des résultats identiques à la technique d'humidification indirecte par mise en équilibre avec une atmosphère à humidité relative connue. Cette concordance est même exceptionnellement bonne pour les sols d'argile noire tropicale dont les seuils de glucolyse, déterminés par l'une et l'autre méthode, ne s'écartent pas des valeurs 5,4-5,5.

On a vérifié d'autre part que la technique par humidification (directe ou indirecte), donnait des résultats très proches de la technique par dessèchement car l'effet d'hystérésis est relativement peu important dans les conditions expérimentales où nous opérons. On a préféré, en général, la première méthode pour des raisons pratiques et, notamment, pour son adaptation aux analyses de série.

E. — EFFETS DE L'AUGMENTATION DU pF SUR LES PROCESSUS BIOLOGIQUES

On va voir que l'augmentation du pF dans le sol a un double effet sur les processus biologiques. Elle entraîne d'abord un allongement de la durée de latence ; elle provoque, en outre, une diminution de l'intensité du métabolisme.

I. — Influence sur la durée de latence

Par latence, nous entendons le temps nécessaire à l'accroissement significatif, dans un sol maintenu à un pF donné, du taux des produits métabolisés qu'on recherche

TABLEAU II

Influence de l'humidité sur la longueur de la latence de la cellulolyse, de l'amylolyse et de la minéralisation du carbone organique préexistant dans un sol d'argile noire tropicale (méthode respirométrique).

pF	Durée de la latence en jours		
	Cellulolyse	Amylolyse	Minéralisation du C du sol
5,3	> 21	> 21	4
5,0	> 21	> 21	5
4,6	> 21	6	3
4,3	> 21	2	< 1
3,9	10	< 1	< 1
2,7	4	< 1	< 1

(nitrates, sulfates, par exemple) par rapport au taux d'origine. Il peut s'agir aussi de la densité des microorganismes, ou de l'apparition des colonies microbiennes responsables du phénomène que l'on suit. Si, pour certaines substances à métabolisation

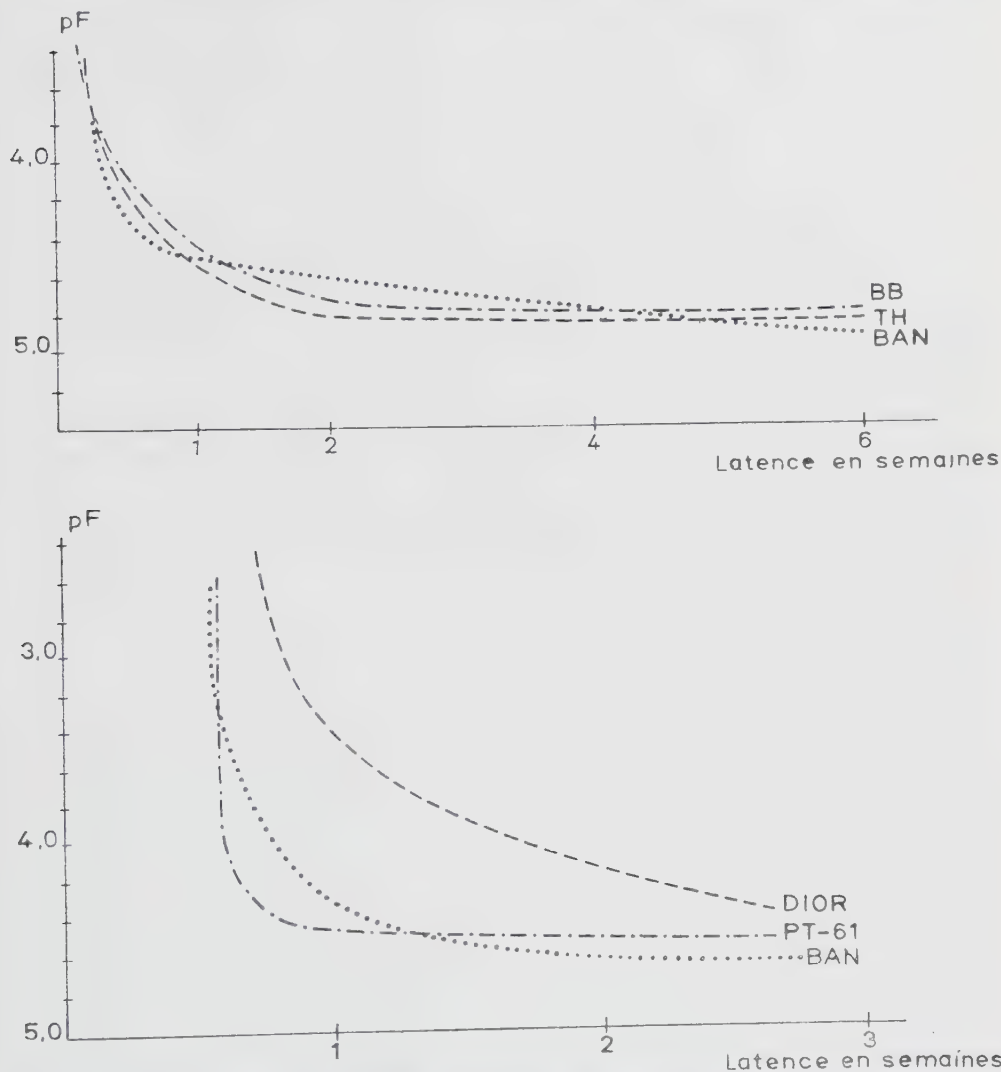


FIG. 2. — Influence du pF sur la longueur de la latence dans le cas de l'ammonification de la caséine (graphique du haut) et dans le cas de la cellulolyse (graphique du bas). Les courbes d'ammonification sont pratiquement confondues car les exigences écologiques de la microflore ammonifiante sont sensiblement les mêmes dans les trois types de sol étudiés (sols d'argile noire TH et BAN et sol brun subaride BB). Par contre, le décalage net des courbes de cellulolyse montre que les exigences écologiques des germes intervenant dans la cellulolyse varient sensiblement d'un sol à l'autre, l'expérience ayant porté dans ce cas sur les deux sols d'argile noire PT-61 et BAN et sur le sol ferrugineux tropical DIOR.

rapide (glucose, saccharose, etc.), l'étude de la latence ne présente qu'un intérêt limité, il n'en est pas de même pour les produits à métabolisation plus lente tels que la tyrosine, la caséine, le soufre, la cellulose et même l'amidon (tableau 11). La

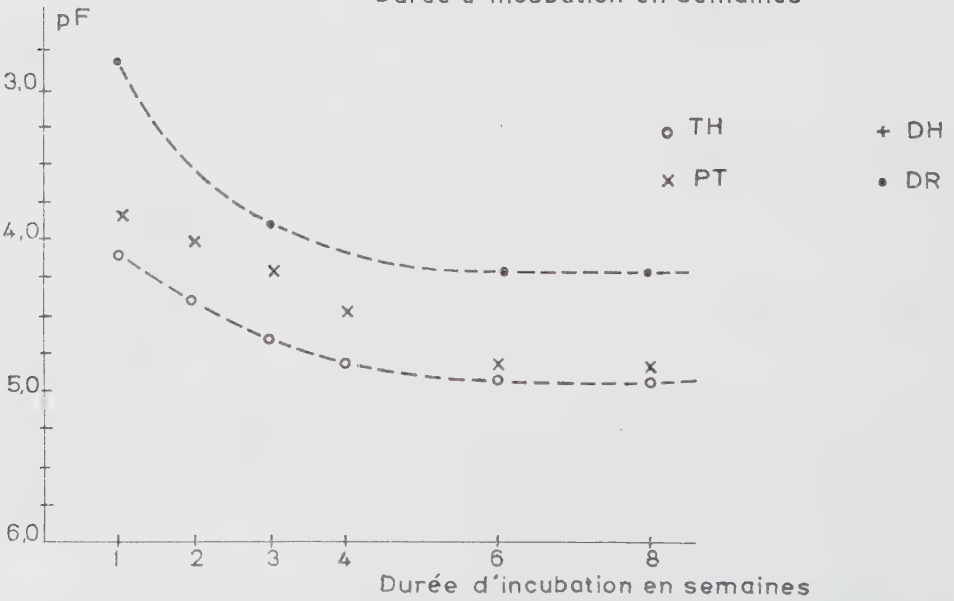
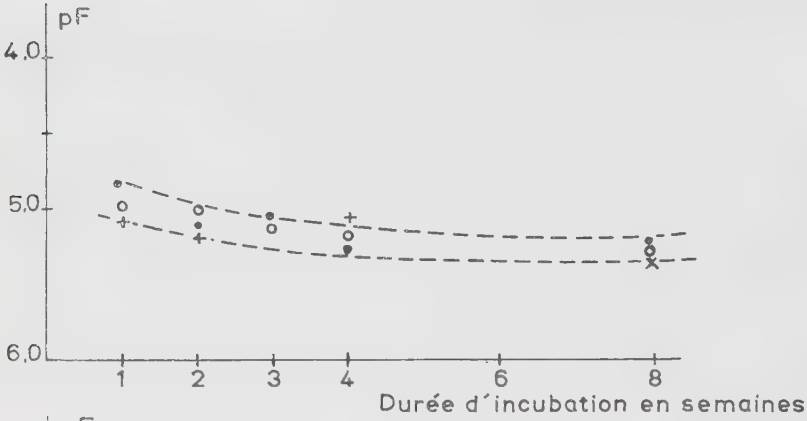
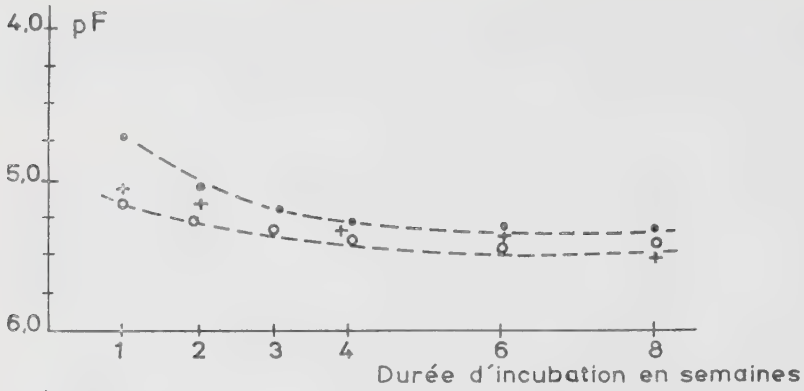


FIG. 3. — Influence du pF sur le temps d'incubation nécessaire à la disparition totale de différentes substances énergétiques incorporées au sol. De haut en bas : glucose, amidon, tyrosine. Sols expérimentés : sols d'argile noire tropicale TH ou PT, sol ferrugineux tropical lessivé DH et sol faiblement ferrallitique DR.

figure 2, fait ressortir très nettement l'allure hyperbolique de la courbe d'évolution de la durée de latence en fonction du pF. Il en est de même pour la courbe relative à la durée d'incubation nécessaire à la disparition totale de diverses substances énergétiques incorporées au sol : glucose, amidon, tyrosine (figure 3). On verra au paragraphe suivant l'intérêt de ces courbes pour la mise au point des durées d'incubation en vue de la détermination des seuils.

2. — Influence sur l'intensité du métabolisme

Pour juger de l'évolution des processus biologiques aux faibles humidités, il vient immédiatement à l'esprit d'utiliser la technique respirométrique. C'est ce que nous avons fait pour l'étude de la glucolyse, de l'amylolyse et de la cellulolyse. Il ressort de la figure 4 que l'augmentation du pF ne se traduit pas seulement par un accroissement de la durée de latence qui n'est, sur cette série de graphiques, net que pour la cellulolyse, parce que, pour les germes correspondants, elle s'exprime en jours et non en heures. Elle provoque aussi un ralentissement des échanges respiratoires se traduisant par un décalage important entre les courbes correspondant aux différents pF.

La minéralisation du glycérophosphate de sodium présente les mêmes caractéristiques, à condition de se placer uniquement aux faibles humidités (pF supérieur à 4,5). Pour le pF 2,7, on obtient une courbe caractérisée par un maximum au 3^e jour (figure 5).

F. — NOTION DE SEUIL

Par seuil de démarrage ou pF limite, nous désignons le pF maximum pour lequel on observe, dans un sol donné, le démarrage significatif de l'activité biologique d'un groupement de microorganismes, au bout d'un laps de temps suffisant pour atteindre le palier correspondant à la stabilisation du phénomène.

Le seuil de démarrage ainsi déterminé est pratiquement indépendant de la durée d'incubation, si celle-ci est suffisamment longue. En effet, les courbes d'évolution de la durée de latence en fonction du pF (figure 2), dont il vient d'être question au paragraphe E ci-dessus, peuvent également être interprétées comme des courbes de variation du niveau des seuils observés en fonction des durées d'incubation. On remarque, alors, que les seuils sont pratiquement stabilisés, lorsque la durée d'incubation est assez longue. C'est précisément cette durée d'incubation, correspondant au début du palier de stabilisation des pF, qui a été adoptée dans la plupart des protocoles expérimentaux ayant pour objet la mesure des seuils. Toutefois, pour l'étude de certaines fonctions (glucolyse, amylolyse, cellulolyse), on a utilisé, en plus de la durée d'incubation ainsi déterminée (incubation normale) une durée d'incubation plus courte. Dans ce cas, on a observé un décalage entre le niveau des seuils mesurés après l'incubation normale et le niveau des seuils mesurés après l'incubation courte. Ce décalage est fonction, d'une part du type pédologique, d'autre part de la vitesse de dégradation de la substance métabolisable. Il est d'autant plus faible que le sol est biologiquement plus actif (par exemple un sol d'argile noire tropicale) et que la substance est plus rapidement métabolisable (glucose).

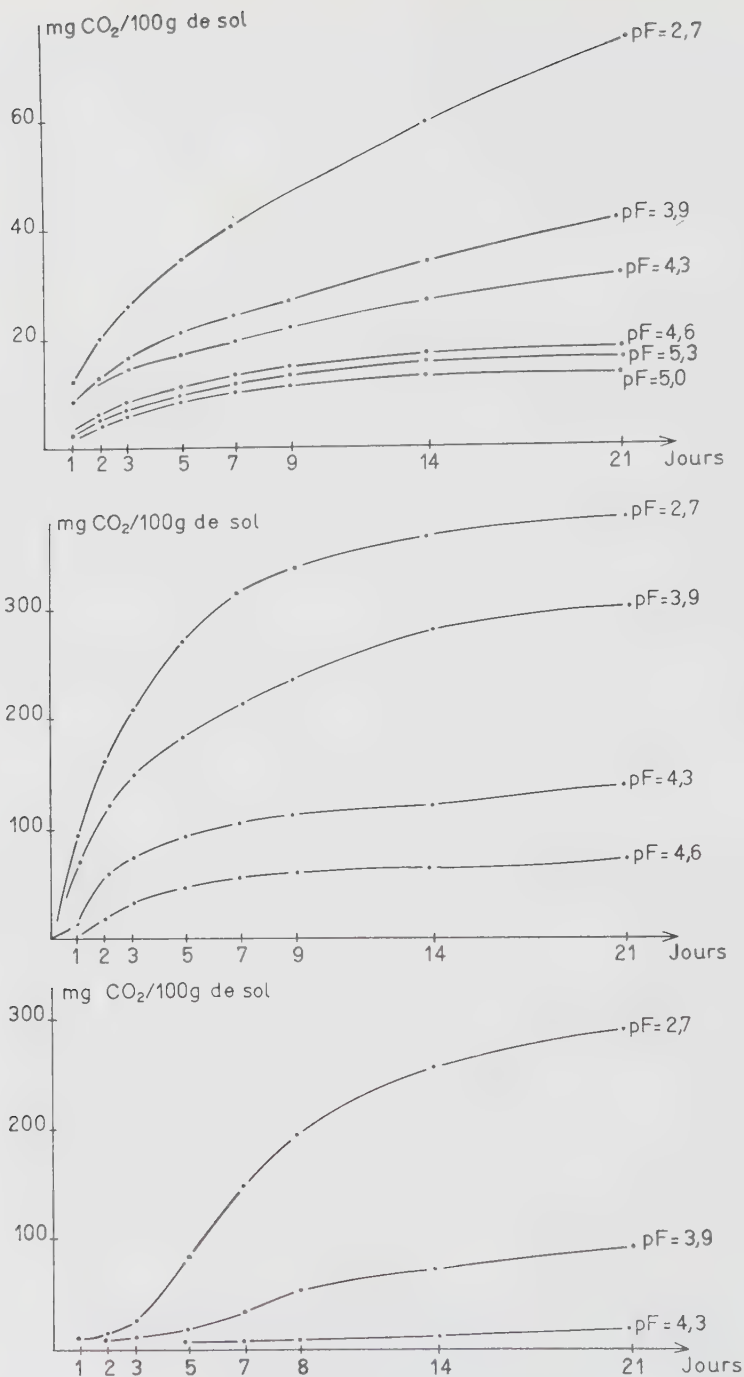


FIG. 4. — Influence du pF sur le dégagement cumulé de CO_2 provenant de la dégradation de la matière organique carbonée préexistante dans le sol (graphique du haut), de la dégradation de l'amidon (graphique du milieu) et de la dégradation de la cellulose (graphique du bas). Les courbes de dégradation de la matière organique préexistante dans le sol ont été faites à une échelle plus grande que les courbes de dégradation de l'amidon et de la cellulose.

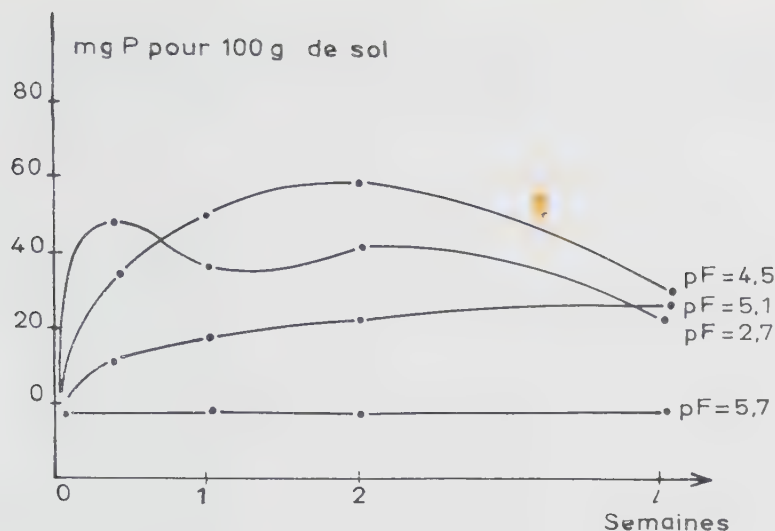


FIG. 5. — Minéralisation du glycérophosphate de sodium en fonction du temps dans un sol d'argile noire tropicale (BAN) maintenu à différents pF.

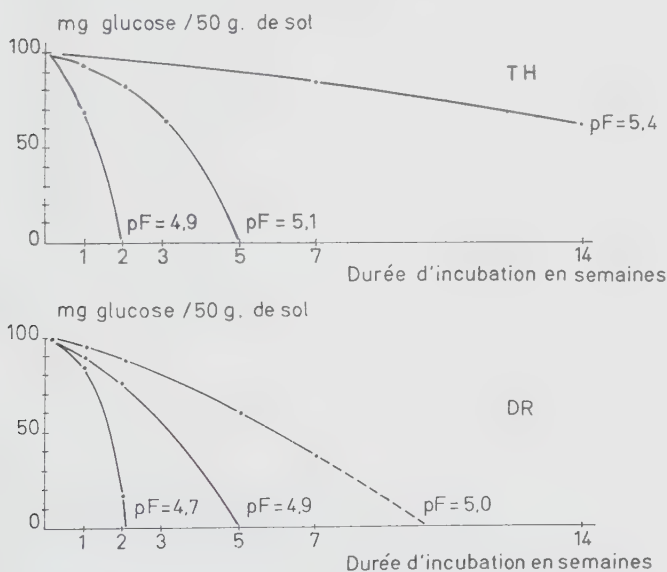


FIG. 6. — Disparition du glucose en fonction du temps d'incubation dans 2 sols maintenus à des pF supérieurs à 4,2. De haut en bas : sol d'argile noire tropicale TH et sol faiblement ferrallitique DR.

Le démarrage de l'activité biologique au niveau du seuil correspond à la plus petite augmentation significative dans le sol :

- soit de la densité des microorganismes appartenant au groupement étudié ;
- soit de la teneur du sol en substances résultant de l'activité de la microflore : azote ammoniacal, azote nitrique, sulfates, sulfures, phosphates ;
- soit du dégagement de CO_2 résultant de la dégradation du carbone organique.

Au lieu de chercher à mettre en évidence la plus petite augmentation significative de la teneur du sol en produits de dégradation, on peut également chercher à déterminer la plus petite diminution significative de la teneur du sol en une substance donnée. C'est ce qui a été fait pour l'étude de l'immobilisation de l'azote minéral dans le sol.

Parallèlement au seuil ainsi défini, on a parfois déterminé un *seuil de disparition* ou seuil correspondant à la *disparition complète* d'une substance métabolisable incorporée au sol. Dans ce cas, la durée d'incubation et la dose de substance incorporée influent considérablement sur les résultats du test. Pour éliminer l'erreur due à ces deux facteurs, il a été nécessaire de prendre la triple précaution d'allonger les durées d'incubation, de diminuer les doses d'enrichissement, de n'utiliser que des substances à métabolisation rapide : glucose, amidon et accessoirement tyrosine.

Dans la plupart des cas, c'est le seuil de démarrage qui a été déterminé et l'on emploiera indifféremment l'expression *seuil de démarrage* ou *seuil*, étant entendu que, dans ce dernier cas, le terme de démarrage est sous-entendu. Par contre, pour les seuils du deuxième type, on précisera toujours qu'il s'agit de *seuils de disparition*.

Les seuils ont toujours été déterminés en prenant pour base l'état du sol non humidifié, c'est-à-dire sec à l'air du laboratoire dont le degré hygrométrique a toujours été voisin de 72 p. 100, ce qui correspond à un pF de 5,7 environ. Dans chaque série expérimentale, c'est donc à la valeur de base x_0 caractérisant le niveau de l'activité biologique (par exemple la densité bactérienne ou la teneur de la substance étudiée) dans les échantillons non humidifiés (témoins), qu'on a comparé les valeurs x caractérisant l'activité biologique dans les échantillons de plus en plus humides ou, en d'autres termes, amenés à des pF de plus en plus faibles. Il s'agit, du point de vue statistique, d'une comparaison de plusieurs traitements avec un témoin, comparaison pour l'analyse de laquelle on a adopté la méthode de DUNNETT (46). Les tables de t établies par cet auteur permettent le calcul, à partir de l'écart-type s de l'expérience, de la tolérance (allowance) $A = ts \sqrt{2/N}$, où N représente le nombre de répétitions. Par définition, le seuil est atteint pour une valeur x_s de la caractéristique biologique étudiée telle que :

$$x_s = x_0 + A$$

Le pF correspondant pF_s , qui n'est autre que le seuil ou pF limite défini ci-dessus, est calculé par interpolation entre les deux valeurs connues qui l'encadrent, ce qui suppose que la relation entre le pF et la caractéristique biologique x est de nature linéaire dans cet intervalle. Une telle approximation est admissible car les points servant à la construction des courbes sont suffisamment rapprochés. Soient pF_1 et pF_2 les pF encadrant le pF cherché et correspondant aux deux valeurs x_1 et x_2 de la caractéristique considérée, le seuil est alors donné par la formule :

$$pF_s = pF_1 - \frac{(pF_1 - pF_2)(x_0 + A - x_1)}{x_2 - x_1}.$$

Pour le calcul des seuils, on a toujours utilisé la table de t de DUNNETT correspondant à une probabilité $P = 0,05$.

Les résultats des expériences autres que celles qui avaient pour but la détermination des seuils ont été analysés en utilisant le même test, soit pour $P = 0,01$, soit pour $P = 0,05$, soit dans les deux cas à la fois.

En ce qui concerne les numérations microbiennes, soulignons dès maintenant qu'elles permettent la définition d'un *seuil de prolifération* plutôt que celle d'un *seuil d'activité physiologique*. Notons enfin que les calculs statistiques relatifs aux numérations bactériennes ont toujours été effectués, non à partir des chiffres de densité de germes ou de microcolonies, mais à partir de leur logarithme.

Les *principaux seuils de démarrage* déterminés ici ont été les suivants :

- a) Seuils de minéralisation de l'azote :
 - ammonification ;
 - nitrification ;
- b) Seuils de minéralisation du carbone.
- c) Seuils de métabolisation du soufre.
 - sulfoxydation ;
 - sulfhydrisation ;
- d) Seuils de minéralisation du glycérophosphate.
- e) Seuils d'immobilisation de l'azote minéral global ($\text{N-NH}_3 + \text{N-NO}_3$).
- f) Seuils de régénération de la stabilité structurale.
- g) Seuils de prolifération des microorganismes :
 - *Azotobacter chroococcum* ;
 - microflore nitrifiante ;
 - microflore cellulolytique ;
 - microflore sulfoxydante ;
 - microflore carboxyméthylcellulolytique ;
 - microflore bactérienne totale (Waksman) ;
 - microflore fongique totale (Martin).

Les *seuils de disparition* déterminés ici ont été les suivants :

- a) Seuils de disparition de la tyrosine ;
- b) Seuils de disparition du glucose ;
- c) Seuils de disparition de l'amidon.

G. — CONDITIONS D'INCUBATION

On a souligné, à l'occasion de la définition du seuil, l'importance de la durée d'incubation.

En ce qui concerne la température, celle-ci a été fixée uniformément à $30 \pm 1^\circ\text{C}$.

Il est très important de maintenir constante la température de l'étuve d'incubation et surtout d'éviter les sautes brusques de température qui provoquent des condensations à l'intérieur des fioles hermétiquement fermées. En pratique, ces condensations sont inexistantes pour les humidités inférieures au point de flétrissement. Mais, pour les humidités plus fortes, il est indispensable de prendre la précaution de calorifuger les fioles ou de les maintenir dans un bain d'eau où la température est beaucoup plus stable qu'à l'air.

Pour éviter une modification importante de la composition de l'atmosphère susceptible de nuire au déroulement des processus étudiés, les échantillons de sol ont été placés dans des flacons d'une dimension suffisante pour que le rapport volume du flacon/volume du sol soit au minimum de 12,5. D'autre part, sauf dans le cas où

la durée d'incubation n'a été que d'une semaine ou lorsque ce rapport a été supérieur à 25, on a aéré deux fois par semaine les échantillons en enlevant les bouchons pendant quelques minutes. Cette opération n'a pas modifié sensiblement l'humidité du sol.

H. — PRÉCISION DES MÉTHODES D'INVESTIGATION

Les séries de protocoles expérimentaux qui seront décrits ultérieurement ont été réalisés à partir d'une quinzaine d'échantillons de sol. En raison du grand nombre de ces protocoles, du nombre de répétitions (au minimum 4) et du poids élevé de sol utilisé pour chaque unité expérimentale (40 à 100 g), ces échantillons avaient au départ un poids de l'ordre de la centaine de kilogrammes. Avant toute analyse, il a donc été nécessaire de procéder à une homogénéisation très soignée. Celle-ci n'a toutefois pas été suffisante pour éliminer une certaine hétérogénéité qui, bien que faible, a contribué à augmenter sensiblement l'erreur expérimentale. Cette hétérogénéité rémanente constitue donc une première cause d'erreur que l'on peut qualifier d'intrinsèque.

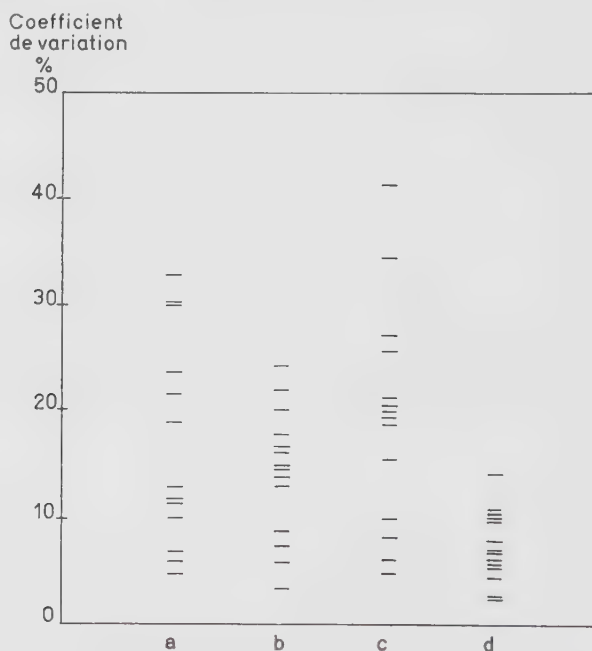


FIG. 7. — Précision des techniques expérimentales exprimée en fonction du coefficient de variation, dans le cas de la minéralisation de l'azote organique préexistant (a) ou ajouté (b), dans le cas de la minéralisation du carbone organique préexistant (c) et dans le cas de la minéralisation du phosphore organique ajouté (d).

Mais il est une autre source d'erreur, celle-là d'origine extrinsèque, qui est due au fait que l'humidité du sol sec à l'air a quelque peu varié autour du pF 5,7 (moyenne annuelle), malgré les précautions prises pour travailler dans des locaux où le degré hygrométrique étant aussi constant que possible. Pour les sols argileux, tels que les sols PT et TH, l'erreur est faible puisque les coefficients de variation ne sont que de 4,7 p. 100 et 5,0 p. 100. Mais, pour les sols très pauvres en argile, ces coefficients sont beaucoup plus élevés (20,4 p. 100 pour le sol DR).

L'erreur expérimentale globale résulte, non seulement de l'hétérogénéité initiale des échantillons de sol et des légères variations de l'humidité de base, mais aussi des erreurs analytiques (sensiblement plus élevées pour les numérations que pour les dosages chimiques) et enfin des variations qui sont toujours liées aux phénomènes de nature biologique.

Pour donner une idée de la précision globale des méthodes utilisées, on a calculé les coefficients de variation de 54 séries expérimentales appartenant à 4 types de protocoles destinés à déterminer les seuils de démarrage dans les cas suivants :

a) minéralisation de l'azote organique préexistant dans le sol (échantillons non enrichis) ;

b) minéralisation de différentes substances organiques incorporées au sol (caséine, tyrosine, feuilles broyées) ;

c) dégagement potentiel de CO_2 d'échantillons de sol non enrichis ;

d) minéralisation du glycérophosphate de sodium.

Les résultats ont été portés sur la figure 7 qui montre que les coefficients de variation diffèrent d'un sol à l'autre mais restent en général inférieurs à 30 p. 100. Les expériences effectuées à partir de sols enrichis (b et d) ont été plus précises que celles qui ont été effectuées avec des sols non enrichis (a et c), la précision la meilleure ayant été obtenue dans le cas de la minéralisation du glycérophosphate, pour lequel le coefficient de variation est toujours inférieur à 15 p. 100.

Lors des calculs, les valeurs des pF ont été déterminées avec deux décimales mais, comme on ne considère en fait comme valable que la première décimale, tous les chiffres de pF ont été arrondis.

I. — CARACTÉRISTIQUES PÉDOGÉNÉTIQUES, PHYSIQUES ET BIOLOGIQUES DES SOLS ÉTUDIÉS

I. — Situation climatique des sols étudiés

Les sols étudiés ici sont situés d'une part dans la zone semi-aride, d'autre part dans la zone tropicale sèche et exceptionnellement dans la zone tropicale semi-humide (fig. 8). Les échantillons correspondants ont été prélevés dans les zones soumises aux six régimes climatiques suivants, définis par l'indice des saisons pluviométriques d'AUBREVILLE (4, 5). Cet indice est constitué par un groupe de trois chiffres définissant le régime pluviométrique d'un climat. Le premier chiffre correspond au nombre des mois très pluvieux (précipitation mensuelle supérieure à 100 mm), le deuxième chiffre correspond au nombre des mois intermédiaires, le troisième chiffre correspond au nombre des mois écologiquement secs (précipitation mensuelle inférieure à 30 mm).

a) *Climat guinéen maritime* (Gm). — Caractérisé par un indice des saisons pluviométriques du type 5-2-5 et par une pluviométrie totale élevée (3 000 à 5 000 mm).

b) *Climat sahélo-soudanais* (SO). — Caractérisé par un indice des saisons pluviométriques du type 4-2-6 et une pluviométrie allant de 400 à 1 200 mm, mais presque toujours inférieure à 1 000 mm.

c) *Climat sahélo-sénégalais* (Se). — Caractérisé par un indice des saisons pluviométriques du type 3-2-7 et une pluviométrie faible (500 à 900 mm).

d) *Climat guinéen de Basse-Casamance* (Gc). — Caractérisé par un indice des saisons pluviométriques du type 5-0-7 et une pluviométrie moyenne à élevée (1 200 à 1 750 mm).

e) *Climat sahélo-côte sénégalaise (Ss)*. — Localisé à une étroite bande côtière le long du littoral sénégalais, caractérisé par un indice des saisons pluviométriques du type 2-2-8 et une pluviométrie très faible (400 à 500 mm).

f) *Climat sahélo-saharien (SSa)*. — Caractérisé par un indice des saisons pluviométriques du type 1-2-9 et une pluviométrie très faible (200 à 400 mm).

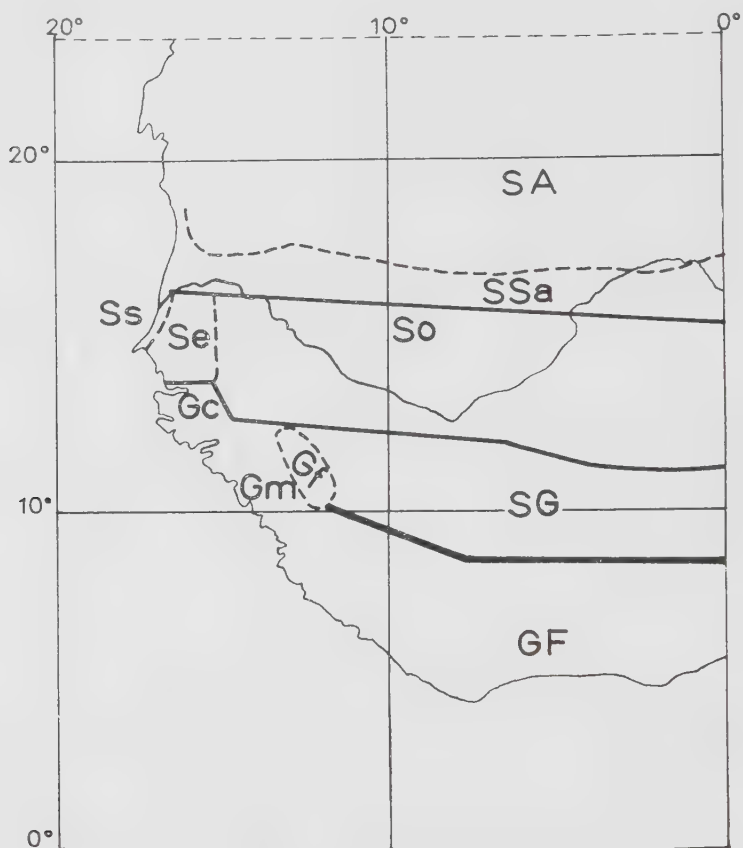


FIG. 8. — Carte de bioclimats de l'Afrique Occidentale, selon AUBREVILLE (4) :

1° Climats tropicaux humides. — type : climat guinéen-forestier GF.

2° Climats tropicaux semi-humides. — type : climat soudano-guinéen SG ; variante citée ici : climat guinéen maritime Gm.

3° Climats tropicaux secs. — type : climat sahélo-soudanais SO ; variantes citées ici : climat sahélo-sénégalais Se, climat guinéen Basse-Casamance Gc, climat sahélo-côte sénégalaise Ss.

4° Climats subdésertiques. — type : climat sahélo-saharien SSa.

5° Climats désertiques. — type : climat saharien SA.

On peut admettre que les deux derniers types climatiques appartiennent à la zone semi-aride.

2. — Place des sols étudiés dans la classification AUBERT-DUCHAUFOUR

De l'exposé de ces caractéristiques climatiques et du tableau 12, on déduit que les sols étudiés correspondent à des zones présentant toujours une saison sèche très marquée. Ils sont donc soumis à des alternances de phases très contrastées d'aérobiose

et d'anaérobiose, liées à la teneur en eau du sol, dont l'importance pédogénétique a été soulignée par de nombreux auteurs dont SAMTSEVITCH (105), IARKOV (62), DUCHAUFOUR (45).

On sait que la classification des sols africains d'AUBERT et DUCHAUFOUR (2), sur laquelle nous nous appuyons et qui est essentiellement une classification génétique basée sur les processus d'évolution, comporte les neuf classes suivantes :

- I. — Sols minéraux bruts
- II. — Rankers et sols peu évolués
- III. — Sols calcimorphes
- IV. — Sols steppiques-isohumiques
- V. — Sols à humus doux = sols à mull
- VI. — Sols à humus bruts = sols à mor
- VII. — Sols à hydroxydes et humus bien décomposé
- VIII. — Sols salés = sols halomorphes
- IX. — Sols hydromorphes

Nos travaux, qui ont porté sur des sols appartenant à trois de ces neuf classes, correspondent aux types pédologiques les plus importants sur le plan agronomique que l'on peut rencontrer dans l'Ouest africain :

a) La classe IV ou classe des sols steppiques isohumiques est représentée ici par un sol brun subaride (BB) et un sol brun-rouge subaride (BR) provenant de la zone sahélo-saharienne.

b) La classe VII ou classe des sols à hydroxydes et humus bien décomposé est représentée par :

— *des sols ferrugineux tropicaux non ou peu lessivés* (TV et DIOR) provenant de la zone sahélo-sénégalaise.

— *des sols ferrugineux tropicaux lessivés* provenant de la zone sahélo-sénégalaise (DH) et sahélo-soudanaise (SOR-10) ;

— *des sols ferrallitiques* à trois degrés d'évolution :

— sol faiblement ferrallitique peu typique provenant de la zone sahélo-sénégalaise (DR) ;

— sol faiblement ferrallitique provenant de la zone sahélo-soudanaise (SF) ;

— sol ferrallitique typique provenant de la zone guinéenne-maritime (KA).

c) La classe IX ou classe des sols hydromorphes *sensu lato* est bien représentée par :

— *des sols d'argile tropicale*, acides ou faiblement acides, provenant de la zone sahélo-côte sénégalaise (TH, PT, PT-61, AN, RZ) ou sahélo-sénégalaise (BAN, BAN-S).

— des sols à hydromorphie quasi-permanente sur une grande partie du profil, sauf en surface, provenant de la zone sahélo-soudanaise (SOR-130) ou guinéenne maritime (KB) ; on les désignera simplement ici sous le vocable de *sols hydromorphes typiques*.

Dans un but de simplification, le sol RZ a été classé avec les argiles noires tropicales. Il s'agit en fait, d'après MAIGNIEN, d'une rendzine grise d'érosion sur marnes tendant vers les argiles noires (80). On a rangé dans le même groupe les sols BAN et BAN-S que BONFILS et FAURE préfèrent inclure dans un sous-groupe spécial (17). Il ne s'agit, en effet, peut-être pas d'argiles noires typiques mais les caractéristiques physiques, chimiques, et biologiques de ces sols en sont si proches que nous ne voyons pas la nécessité de les traiter séparément.

Le tableau 12 permet le repérage de chacun des lieux de prélèvement. Lorsqu'il a été nécessaire de revenir au même point pour récolter un nouvel échantillon, celui-ci porte à la suite de son indicatif primitif un chiffre ou une lettre supplémentaire. Exemple : PT et PT-61 ont été récoltés au même endroit mais à deux dates différentes ; il en est de même pour BAN et BAN-S.

TABLEAU 12

*Données géographiques et climatiques
concernant les différents types de sol étudiés.*

Type de sol	Référence	Localité la plus proche	Coordonnées géographiques		Nombre de mois écologiques- ment secs
Sol brun subaride.	BB	Kankossa, Mauritanie	15°55'N	11°45'O	8
	BR	Kankossa, Mauritanie	15°50'N	11°40'O	8
Sol ferrugineux tropical non ou peu lessivé	TV	Tivaouane, Sénégal	14°57'N	16°50'O	7
	DIOR	Bambey, Sénégal	14°43'N	16°29'O	7
Sol ferrugineux tropical lessivé	DH	Darou, Sénégal	13°55'N	15°49'O	7
	SOR-10	Sotuba, Soudan	12°40'N	7°55'O	6
Sol ferrallitique	DR	Darou, Sénégal	13°55'N	15°49'O	7
	sans réf.	Bayottes, Sénégal	12°29'N	16°17'O	7
	sans réf.	Bignona, Sénégal	12°49'N	16°14'O	7
	SF	Séfa, Sénégal	12°42'N	15°33'O	7
	KA	Kindia, Guinée	9°57'N	12°56'O	5
Sol d'argile noire	TH	Thiès, Sénégal	14°47'N	17° 0'O	7
	PT	Pout, Sénégal	14°46'N	17° 4'O	7
	BAN	Bambey, Sénégal	14°43'N	16°29'O	7
	AN	Rufisque, Sénégal	14°43'N	17°17'O	7
	RZ	Bargny, Sénégal	14°42'N	17°13'O	7
Sol hydromorphe typique	KB	Kindia, Guinée	9°57'N	12°56'O	5
	SOR-130	Sotuba, Soudan	12°40'N	7°55'O	6

Pour une description plus détaillée de ces types pédologiques, on se reportera aux travaux récents de MAIGNIEN (78-79), BONFILS et FAURE (17), CHARREAU (24).

3. — Caractéristiques physiques des sols étudiés

Par leurs caractéristiques physiques (tableaux 13 et 14, figure 9), les sols étudiés ici peuvent se classer en :

a) *Sols à forte rétention hydrique.* Ce sont les sols les plus argileux, caractérisés par une humidité au point de flétrissement supérieure à 8 p. 100. Appartiennent à ce groupe :

- un sol ferrallitique (KA) ;
- tous les sols d'argile noire tropicale ;
- un des deux sols hydromorphes typiques (KB).

b) *Sols à rétention hydrique moyenne* dont l'humidité au point de flétrissement est comprise entre 4 p. 100 et 8 p. 100. Se trouvent dans ce groupe :

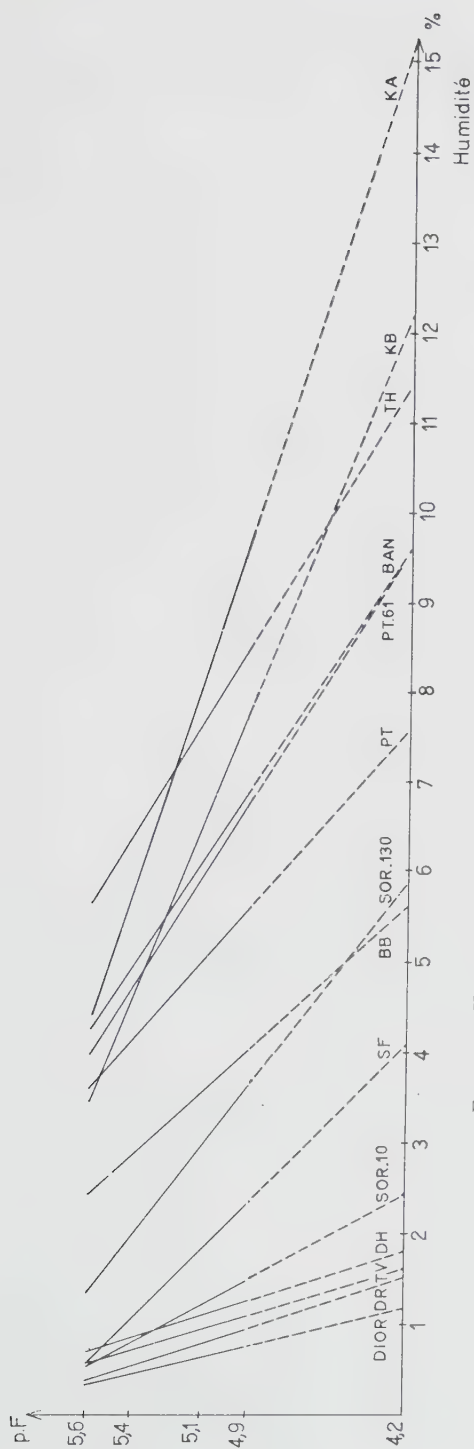


FIG. 9. --- Variation du pF en fonction de l'humidité dans les différents types de sol étudiés.

- un sol brun typique (BB) ;
- un sol faiblement ferrallitique (SF) ;
- un sol hydromorphe typique (SOR-130).

TABLEAU 13

Caractéristiques granulométriques et pH des sols étudiés.

Type de sol	Référence	Sables grossiers %	Sables fins %	Limon %	Argile %	pH
Sol brun subaride	BB	3,5	72,4	8,7	14,5	7,9
	BR	19,5	76,3	1,3	1,6	6,9
Sol ferrugineux tropical non ou peu lessivé	TV	36,0	57,5	2,7	4,0	6,6
	DIOR	22,5	74,0	0	3,5	5,2
Sol ferrugineux tropical lessivé	DH	19,4	65,1	7,5	8,2	6,5
	DH-61	20,8	65,0	5,5	6,0	6,1
	SOR-10	9,5	76,6	8,7	6,5	5,7
Sol ferrallitique	DR	34,3	59,7	3,0	3,5	5,9
	SF	32,9	51,9	4,0	10,5	5,0
	KA	20,8	19,2	12,5	32,0	4,0
Sol d'argile noire tropicale	TH	15,9	47,8	7,8	23,8	7,3
	PT	12,6	58,1	9,0	18,8	6,4
	PT-61	13,2	57,4	6,3	23,1	6,5
	BAN	14,2	53,1	3,2	29,5	7,5
	BAN-S	15,7	47,0	5,0	24,0	7,4
	AN	14,3	40,1	7,2	26,5	7,8
	RZ	22,4	28,6	5,0	27,0	7,7
Sol hydromorphe typique	KB	34,6	20,1	26,8	12,3	5,6
	SOR-130	16,2	55,1	12,5	15,5	5,5

c) *Sols à rétention hydrique faible et très faible* dont l'humidité au point de flétrissement est inférieure à 4 p. 100. Ces sols sont, dans l'Ouest africain, très fréquents car le matériau originel est très souvent constitué par des sables, et l'humidité au point de flétrissement oscille en général entre 1 et 2 p. 100. Dans cette catégorie se placent :

- un sol brun-rouge subaride (BR) ;
- tous les sols ferrugineux tropicaux non ou peu lessivés et lessivés ;
- un des sols ferrallitiques (DR) qui, d'ailleurs, constitue un terme de passage entre les sols ferrallitiques proprement dits et les sols ferrugineux typiques.

4. — *Caractéristiques biologiques des sols étudiés*

A l'exception des sols hydromorphes qui ont été récoltés humides, tous les échantillons utilisés ici ont été prélevés à l'état sec. Ils correspondent, dans tous les cas, à l'horizon supérieur (0-10 cm) qui est le plus actif au point de vue biologique. Il s'est toujours agi de sols en repos sous jachère âgée d'au moins deux ans. Ainsi que nous l'avons souligné récemment, à chaque grand type pédologique correspond un ensemble de caractéristiques biologiques particulières (36). On aura l'occasion de

TABLEAU 14

Caractéristiques hydriques des sols étudiés.

Type de sol	Référence	Fonction $pF = aH + b$ applicable aux faibles humidités	Humidité au $pF = 4,2$				Humidité équivalente (centrifugeuse)
			Hygroscopicité (extrapolation)	Point flétrissement du Tournesol	Presse à membrane		
Sol brun subaride	BB	$pF = -0,44 H + 6,67$	5,6	5,5	5,6	13,3	
	BR	$pF = -1,68 H + 6,27$	4,2	4,2	4,4	3,2	
Sol ferrugineux tropical non ou peu lessivé	TV	$pF = -4,42 H + 6,42$	4,6	4,7	4,5	4,0	
	DIOR	$pF = -1,83 H + 6,27$	4,1	4,2	4,2	3,3	
Sol ferrugineux tropical lessivé	DH	$pF = -4,27 H + 6,50$	4,8	4,9	2,0	6,9	
	DH-59	$pF = -0,66 H + 6,23$	3,1	3,3	3,5	9,4	
	DH-64	$pF = -0,71 H + 6,00$	2,5	2,4	3,0	8,1	
	SOR-10	$pF = -0,72 H + 5,96$	2,4	2,7	2,8	9,0	
Sol ferrallitique	DR	$pF = -4,47 H + 6,41$	4,5	4,5	4,8	3,7	
	SF	$pF = -0,40 H + 5,82$	4,1	4,3	4,2	8,5	
	KA	$pF = -0,13 H + 6,17$	4,5,2	15,9	15,0	24,1	
Sol d'argile noire tropicale	TH	$pF = -0,24 H + 6,95$	41,5	42,1	42,2	21,7	
	PT	$pF = -0,35 H + 6,87$	7,6	7,8	8,1	17,0	
	PT-61	$pF = -0,25 H + 6,59$	9,6	9,6	10,2	47,5	
	BAN	$pF = -0,26 H + 6,71$	9,6	9,5	9,9	46,8	
	BAN-S	$pF = -0,33 H + 6,77$	8,0	8,8	8,5	16,4	
	AN	$pF = -0,21 H + 6,90$	12,9	12,6	12,9	24,6	
	RZ	$pF = -0,26 H + 6,91$	10,3	10,7	10,0	49,4	
Sol hydromorphe typique	KB	$pF = -0,16 H + 6,15$	42,2	41,7	42,1	18,5	
	SOR-430	$pF = -0,31 H + 6,03$	5,9	5,6	—	14,3	

TABLEAU I5
Caractéristiques biologiques des sols étudiés.

Type de sol	Référence	Azoto- bacter chroo- coccum	Germs nitreux		Dégagem. potentiel de CO ₂	C % ₀₀	C-CO ₂ × 100 C	N minéral + N minéralisable		N % ₀₀	Coefficient de minéra- lisation de l'azote
			silicogel	milieu liquide				N-NH ₃ + N-NO ₃	N-NO ₃		
Sol brun subaride	BB	10	10	250	33	5,2	1,7	12	12	0,49	2,4
	BR	0	80	100	15	2,3	1,8	12	12	0,22	5,5
Sol ferrugineux tropical non ou peu lessivé	TV	0	1 140	1 280	16	2,3	1,9	20	20	0,20	10,0
	DIOR	0	40	130	13	2,0	1,8	7	6	0,25	2,8
Sol ferrugineux tropical lessivé	DH	0	950	440	54	4,5	3,3	15	15	0,46	3,3
	SOR-10	0	250	900	43	4,0	2,9	28	28	0,52	5,4
Sol ferralitique	DR	0	290	420	14	3,4	1,4	13	13	0,26	5,0
	SF	0	270	310	48	7,3	1,8	38	34	0,63	6,0
	KA	0	180	80	79	30,7	0,7	109	53	2,32	4,7
Sol d'argile noire tropi- cale	TH	180	2 770	4 570	85	18,3	0,3	40	40	1,89	2,1
	PT	110	2 120	3 770	56	7,1	2,1	33	33	0,66	—
	PT-61	230	5 700	2 000	—	13,4	—	22	21	0,83	2,6
	BAN	1 300	1 900	3 600	59	7,2	2,2	11	11	1,95	0,6
Sol hydromorphe typique	AN	1 100	—	—	—	8,8	—	—	—	0,80	—
	KB	0	240	70	74	19,9	1,0	47	45	1,25	3,7
	SOR-130	0	180	320	81	11,9	1,9	42	14	1,13	3,7

Les densités de germes sont exprimées en unités ou microcolonies par gramme de sol sec à l'air. Le dégagement potentiel de CO₂ l'est en mg/100 g de sol/7 jours et l'azote minéral en p.p.m.

revenir sur cette idée ; mais il semble intéressant de vérifier rapidement dès maintenant la possibilité de différenciation des types pédologiques, en se basant sur quelques critères simples, tels que le dégagement potentiel d'anhydride carbonique, la densité de la microflore nitrifiante ou la présence d'*Azotobacter chroococcum*.

a) *Dégagement potentiel de CO_2 à l'humidité équivalente.*

Bien que le dégagement potentiel de CO_2 — ou respiration endogène de BERNIER (12) — d'un sol, non enrichi, réhumidifié au laboratoire, varie dans un intervalle assez considérable sous l'influence de facteurs extrinsèques, tels que l'époque de récolte ou la durée d'insolation ou de dessèchement, il n'en constitue pas moins un critère intéressant pour la caractérisation rapide des sols sur le plan biologique. C'est ainsi que, parmi les sols étudiés, nous distinguons :

— *Les sols à dégagement potentiel de CO_2 moyen et élevé* (supérieur à 40 mg $\text{CO}_2/100$ g de sol/7 jours). Ce sont toutes les argiles noires tropicales, les sols hydromorphes typiques, les sols ferrallitiques les plus caractérisés et les sols ferrugineux tropicaux lessivés.

— *Les sols à dégagement potentiel de CO_2 faible* (inférieur à 40 mg de $\text{CO}_2/100$ g de sol/7 jours). Ce sont les sols bruns subarides, les sols ferrugineux tropicaux peu ou pas lessivés et le sol ferrallitique peu typique DR.

b) *Densité de la microflore nitrifiante.*

La numération des germes nitreux, aussi bien sur le milieu liquide que sur milieu solide, permet de distinguer :

— *Les sols à forte densité de microcolonies de germes nitreux* (densité supérieure à 1 000 microcolonies par gramme de sol sec à l'air). Il s'agit essentiellement des argiles noires tropicales et accessoirement du sol ferrugineux tropical non lessivé TV, ce qui constitue une exception pour ce dernier type pédologique, exception explicable par le fait qu'il s'agit d'un sol relativement riche en phosphore et calcium. L'analyse chimique et l'analyse biochimique confirment cette caractéristique, car elle prouve que l'azote minéral et l'azote minéralisable s'y trouvent presque exclusivement sous forme nitrique.

— *Les sols de densité moyenne à faible* (densité comprise entre 100 et 1 000 microcolonies par gramme de sol sec à l'air). Ce sont les sols ferrugineux tropicaux lessivés, les sols ferrallitiques et les sols hydromorphes typiques.

— *Les sols à densité très faible* (densité inférieure à 100 microcolonies par gramme de sol sec à l'air). Il s'agit des sols subarides et du sol ferrugineux tropical non ou peu lessivé DIOR.

c) *Densité des *Azotobacter chroococcum*.*

La présence de ces Bactéries caractérise de façon remarquable les sols d'argile noire tropicale (tableau 15).

CHAPITRE II

FIXATION DE L'AZOTE ATMOSPHERIQUE PAR L'AZOTOBACTER CHROOCOCCUM

I. — *Technique expérimentale*

On sait qu'un accroissement important du rapport C/N du sol, par incorporation d'une substance hydrocarbonée, favorise la multiplication des *Azotobacter*. On sait aussi que ce germe a des exigences marquées en phosphore et calcium. Mais la dose optimum de saccharose à utiliser pour l'enrichissement varie suivant les auteurs. Aussi a-t-on cherché à préciser cette dose en effectuant des enrichissements en saccharose allant de 0 à 0,4 p. 100. Une première expérience préliminaire a montré que la dose de 0,2 p. 100 pouvait suffire. On a toutefois adopté la dose de 0,4 p. 100 de façon à augmenter la probabilité de contact entre le saccharose et les cellules d'*Azotobacter* préexistant dans le sol. L'enrichissement exprimé en mg pour 100 g de sol a été effectué sur les bases suivantes :

Saccharose	400 mg
Carbonate de calcium précipité	1 666 mg
Phosphate bipotassique	333 mg

Une deuxième expérience préliminaire a montré que la durée d'incubation minimum au pF 3,0 ainsi qu'au pF 3,6, était de deux jours. Mais comme on n'a constaté aucune diminution après deux jours, on a adopté arbitrairement une durée d'incubation de 7 jours.

Pour déterminer les seuils de prolifération des *Azotobacter chroococcum*, on a préparé une gamme d'échantillons de sol à des pF décroissant de 5,7 environ (sol sec à l'air) à 3,6 environ. Ces échantillons, une fois enrichis avec le mélange à base de saccharose décrit ci-dessus, ont été mis à l'incubation pendant 7 jours. Ils ont été ensuite séchés rapidement. Les numérations de microcolonies d'*Azotobacter chroococcum* ont été effectuées, sur les échantillons ainsi traités, par la technique du saupoudrage sur silico-gel (33). Cette façon de procéder exige le dessèchement préalable du sol ; mais ce traitement ne présente pas d'inconvénient pour la mise en évidence de la prolifération des *Azotobacter*, vraisemblablement parce que ces germes présentent des formes résistant efficacement à la sécheresse.

2. — *Résultats*

Parmi les sols de l'Ouest africain, seuls renferment spontanément des *Azotobacter chroococcum* en quantité notable, certains sols non évolués, comme les sols dunaires, ou des sols évolués, tels que les sols d'argile noire tropicale. C'est à des sols de ce dernier type que nous nous sommes adressé pour déterminer le seuil de multiplication de l'*Azotobacter*.

Il ressort du tableau 16 que ce seuil est compris entre les pF 3,6 et 4,4 ou, si l'on s'exprime en tension, entre 4 et 25 atmosphères.

TABLEAU 16
*Seuils de prolifération de l'*Azotobacter chroococcum*
dans des argiles noires tropicales.*

Référence	Densité des microcolonies d' <i>Azotobacter chroococcum</i>			Seuils	
	à l'origine	au seuil	au pF 2,7	pF	Tension en atmosphères
TH.....	180	460	1 800	3,8	6
PT.....	110	260	—	3,6	4
BAN-61.....	440	4 000	16 900	3,9	8
AN.....	320	890	30 900	4,4	25
RZ.....	140	870	10 500	4,2	16

Les densités sont exprimées en nombre de micro-colonies par gramme de sol sec à l'air.

Il convient de souligner ici, et ceci est valable pour toutes les déterminations basées sur les numérations, que le seuil de prolifération des microorganismes peut être décalé par rapport au seuil de démarrage de l'activité physiologique. On sait, en effet, que celle-ci est concevable sans multiplication microbienne préalable (90). Il est donc nécessaire de se souvenir de ce que le seuil défini par la méthode de numération est *un seuil de prolifération* (et non un *seuil d'activité physiologique*) qui peut être légèrement déplacé vers les pF plus faibles.

Quoi qu'il en soit, les *Azotobacter chroococcum* apparaissent comme des germes dont les exigences en eau sont, dans beaucoup de sols, au moins égales à celles des végétaux supérieurs.

CHAPITRE III

MINÉRALISATION DE L'AZOTE DANS LE SOL

La plus grande partie de l'azote du sol s'y trouve sous forme organique, ce qui représente dans les sols de l'Ouest africain, où son taux oscille entre 0,2 et 2 pour mille 0,6 à 6 tonnes par hectare pour un horizon de surface d'une vingtaine de centimètres. Or, pour être utilisable par les plantes, cet azote organique doit être minéralisé sous forme ammoniacale ou nitrrique. L'ammonification et la nitrification constituent donc des chaînons essentiels du cycle de l'azote.

On sait que la minéralisation des substances organiques du sol est sous la dépendance de leur structure chimique qui est très variable et qu'elle est compliquée par la présence « en proportion parfois élevée de corps carbonés du type des celluloses, hémicelluloses et pectines » qui y sont souvent associées (99).

Comme il n'était évidemment pas question d'étudier systématiquement la minéralisation d'une gamme importante de substances azotées, nous avons dû nous limiter à quelques-unes d'entre elles : la caséine, la tyrosine et une substance végétale complexe (feuilles d'Arachide broyées).

D'après CARLES et DECAU (22), un tiers à deux tiers de l'azote organique du sol sont susceptibles de fournir par hydrolyse des acides aminés ; aussi nous a-t-il semblé logique d'utiliser pour nos essais une substance facile à se procurer, la *caséine*, phospho-protéine qui, par hydrolyse, donne facilement naissance à des acides aminés.

Parallèlement on a effectué des enrichissements avec un acide aminé aromatique, la *tyrosine*, car sa présence dans le sol a été signalée par de nombreux auteurs dont CARLES, DECAU, SOUBIES, GADET, YOUNG et MORTENSEN (21, 126).

Le choix de la substance végétale complexe à incorporer au sol a été guidé par son rapport C/N. On sait, en effet, que la minéralisation de ces substances est sous la dépendance de leur rapport C/N et l'on admet, en général, qu'il n'y a libération d'azote minéral dans le sol que lorsque ce rapport est inférieur à 20 (53, 63). C'est aux *feuilles d'Arachide broyées* que l'on s'est adressé car leur rapport C/N est de l'ordre de 13.

On a réservé pour un chapitre ultérieur consacré aux processus d'immobilisation, l'étude de l'évolution de substances végétales à rapport C/N plus élevé : feuilles d'*Acacia albidia* à rapport C/N = 26,7 et feuilles de *Tectona grandis* à rapport C/N = 51,6 (tableau 17).

Bien entendu, les processus de minéralisation de l'azote *organique préexistant naturellement dans le sol* ont dû être examinés, non seulement pour eux-mêmes, mais aussi parce qu'ils interviennent dans les témoins expérimentaux. On a, en effet, déduit, des chiffres de minéralisation obtenus dans les échantillons enrichis, les chiffres provenant des échantillons non enrichis. Ainsi qu'on l'a déjà souligné au chapitre I, par. D, cette façon de procéder présente l'inconvénient inévitable de négliger les interactions entre les processus de minéralisation de l'azote organique ajouté et les

processus de minéralisation de l'azote organique préexistant. Toutefois l'erreur consécutive, est en général, très faible car la quantité d'azote organique ajouté est toujours importante par rapport à la quantité d'azote organique préexistant ; cette erreur est même insignifiante, dans le cas des sols très pauvres en matière organique, tels les sols ferrugineux tropicaux du type DIOR.

TABLEAU 17
*Composition des feuilles broyées utilisées
pour l'enrichissement des échantillons de sol.*

	<i>Arachis hypogea</i>	<i>Acacia albida</i>	<i>Tectona grandis</i>
N	3,38	1,87	0,94
C	44,1	50,0	48,5
C/N	13,0	26,7	51,6
P	0,33	0,11	0,18
K	3,53	2,49	0,89
Ca	1,25	2,81	2,05
Mg	0,57	0,62	0,39
H	7,4	7,6	6,8

Les résultats sont exprimés en grammes de chaque élément (et non de l'oxyde) pour 100 grammes de matière sèche.

Le chaînon nitrification sera examiné, non seulement dans le cas de la minéralisation des substances organiques, mais aussi dans celui de l'enrichissement du sol en azote ammoniacal sous forme de sulfate d'ammoniaque.

Il est apparu commode de désigner sous le terme d'*ammonitrification*, l'ensemble des processus d'ammonification et de nitrification dans tous les cas où il n'a pas été nécessaire de distinguer si l'azote se minéralisait sous forme ammoniacale ou sous forme nitrique. En ce qui concerne la représentation graphique des résultats, on a toujours tracé les courbes d'ammonitrification, car elles offrent l'avantage de donner immédiatement une image globale complète des processus de minéralisation. Comme on a également dessiné les courbes de nitrification, il est facile d'en déduire l'allure des processus d'ammonification dont l'intensité est représentée par la différence entre les ordonnées de l'ammonitrification (courbes supérieures) et les ordonnées de la nitrification (courbes inférieures).

A. — LE PROBLÈME DE LA VOLATILISATION DE L'AZOTE AMMONIACAL

Lorsqu'il n'est pas repris dans le cycle de la nitrification, ni réutilisé par voie biologique, ni dénitrifié, l'azote ammoniacal résultant des processus d'ammonification peut être, soit fixé par les colloïdes du sol sous forme échangeable, soit volatilisé. Si l'on admet, avec WIJLER et DELWICHE (122), que les processus de dénitrification sont pratiquement nuls, lorsque l'humidité du sol est inférieure au point de flétrissement, les formes d'azote minéral qui échappent à la méthode de dosage utilisée ici (extraction au chlorure de potassium) sont donc d'une part l'azote volatilisé sous forme ammoniacale par suite des phénomènes de diffusion, d'autre part l'azote minéral réutilisé par les microorganismes telluriques. Nous reviendrons sur ce dernier point ultérieurement.

En ce qui concerne la volatilisation de l'azote sous forme ammoniacale, on en a déterminé l'importance, pour trois sols enrichis en caséine et maintenus au pF 4,2, en dosant, suivant la méthode classique (97), l'ammoniac volatilisé et fixé par l'acide sulfurique au cours de l'incubation. Il ressort du tableau 18 :

TABLEAU 18

Volatilisation de l'azote ammoniacal au cours de la minéralisation de la caséine dans trois sols maintenus au pF 4,2.

Type de sol	Enrichissement en caséine exprimé en N	N-NH ₃ du sol	N-NH ₃ volatilisé	A	
				P = 0,05	P = 0,01
Sol d'argile noire tropi- cale TH	0	0,3	0	6,9	9,2
	50	0	1,0	6,9	9,2
	150	24,3	0	6,9	9,2
	200	32,0	2,0	6,9	9,2
Sol ferrugineux tropical lessivé DH-59	0	0	1,0	13,4	17,7
	50	18,3	2,0	13,4	17,7
	150	59,7	1,0	13,4	17,7
	200	86,7	38,0	13,4	17,7
Sol faiblement fer- rallitique DR	0	0	1,0	14,8	19,7
	50	16,7	14,0	14,8	19,7
	150	52,0	9,7	14,8	19,7
	200	72,0	75,0	14,8	19,7

Les résultats sont exprimés en p.p.m.

a) que la volatilisation de l'azote ammoniacal n'apparaît que dans les sols à complexe absorbant déficient, tel que le sol ferrugineux tropical lessivé DH-59, très peu argileux (8 p. 100 d'argile) et pauvre en carbone organique (4,5 pour mille), et surtout le sol faiblement ferrallitique DR dont la teneur en argile (3,5 p. 100) et le taux de carbone (3,4 pour mille) sont encore plus faibles.

b) que la volatilisation de l'azote ammoniacal ne se manifeste alors que si la dose de caséine exprimée en azote atteint 200 p.p.m.

La volatilisation de l'azote ammoniacal ne gêne pratiquement pas la détermination du seuil de minéralisation car, au niveau du seuil, la volatilisation est très faible par rapport à l'ammonification globale. Il faudra, par contre, tenir compte de ce phénomène lors de l'interprétation des courbes de minéralisation des sols enrichis en azote organique et caractérisés par un complexe absorbant peu efficace.

B. — APERÇU DE LA CINÉTIQUE DES PROCESSUS DE MINÉRALISATION DE L'AZOTE DANS LE SOL

Le problème de l'évolution des processus de minéralisation de l'azote en fonction du temps n'a été abordé que dans les trois cas suivants :

- minéralisation de l'azote préexistant naturellement dans le sol.
- minéralisation dans le sol de la caséine.
- minéralisation dans le sol de la tyrosine.

Dans le cas des *sols non enrichis*, on a observé que le taux de l'azote minéralisé augmentait sensiblement avec le temps. Mais il ne semble exister aucune loi simple régissant l'allure du phénomène. En effet, dans l'un des sols testés (sol PT), un certain ralentissement de la minéralisation se manifeste à la cinquième semaine, alors que

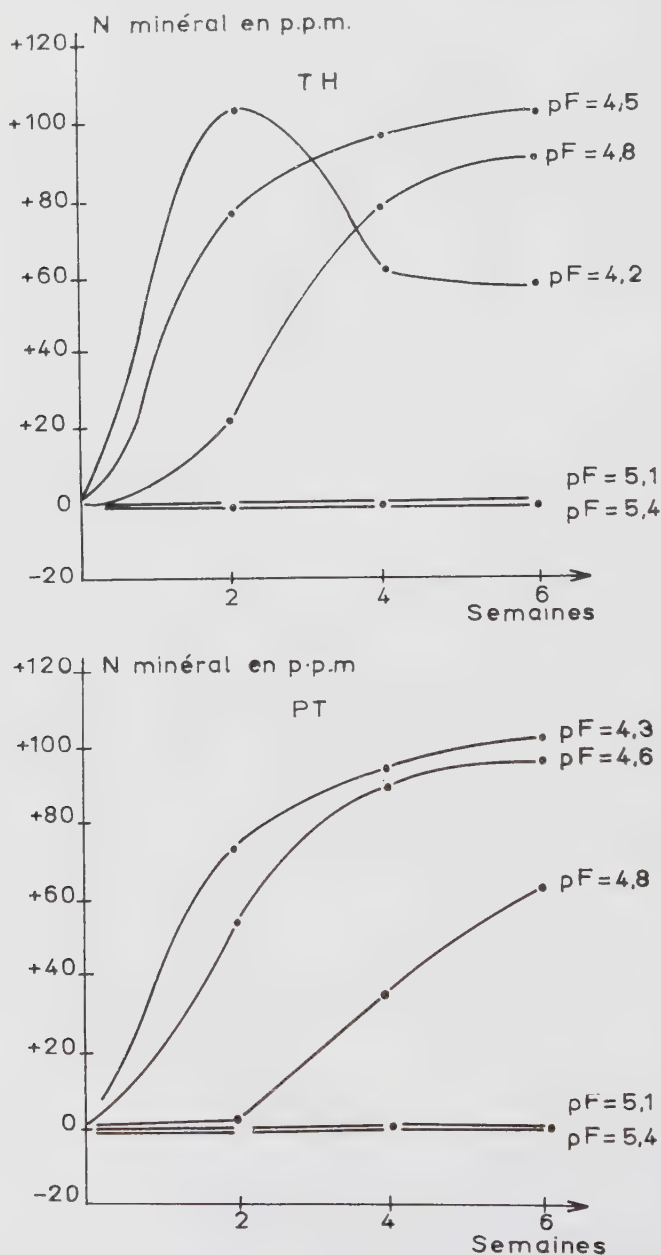


FIG. 10. — Minéralisation de la caséine en fonction du temps dans 2 sols d'argile noire tropicale maintenus à différents pF supérieurs ou égaux à 4,2. De haut en bas : sols d'argile noire tropicale TH et PT.

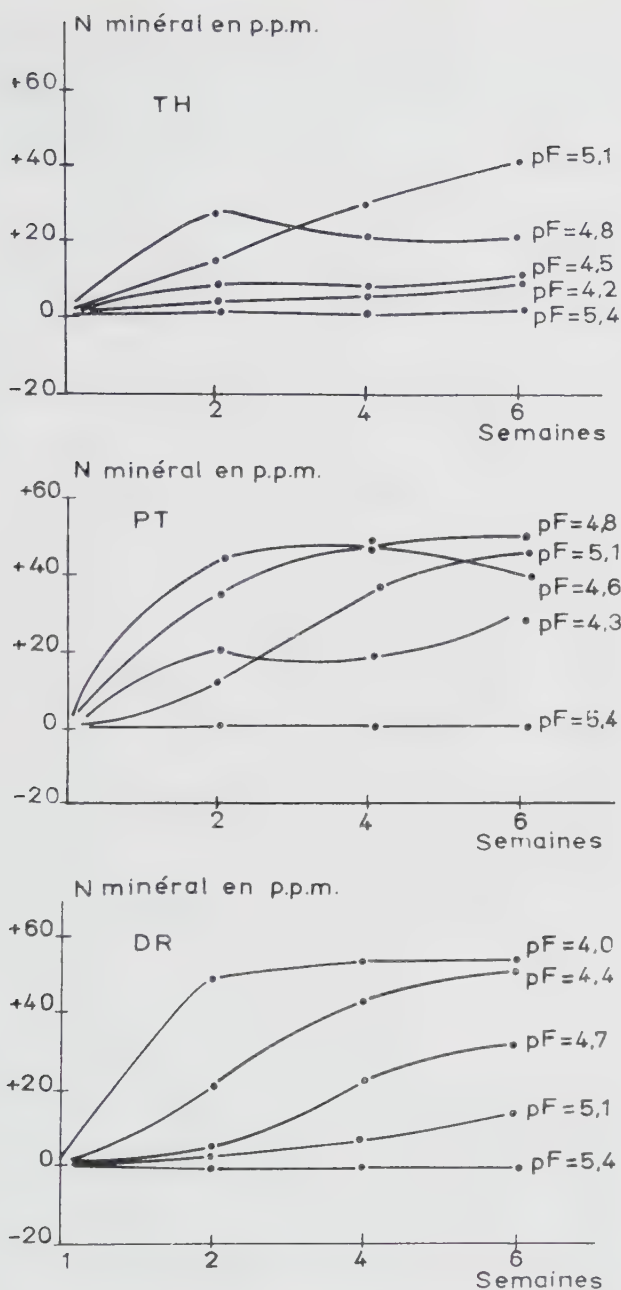


FIG. 11. - Minéralisation de la tyrosine en fonction du temps dans des sols maintenus à différents pF supérieurs ou égaux à 4,0. De haut en bas : sols d'argile noire tropicale TH et PT et sol faiblement ferrallitique DR.

dans l'autre (sol TH) la cinquième semaine d'incubation marque au contraire le début d'une phase d'accélération.

Les expériences relatives à la minéralisation de la caséine et de la tyrosine, synthé-

tisées par les figures 10 et 11, ont mis en évidence une plus grande complexité des processus et plus particulièrement les deux séries de faits suivants :

a) *Dans certains cas, le taux d'azote minéralisé dans le sol n'augmente pas régulièrement avec le temps d'incubation.* C'est ainsi que, pour l'argile noire tropicale TH, au pF 4,2 la teneur du sol en azote minéral total provenant de la minéralisation de la caséine passe un maximum de l'ordre de 100 p.p.m. à la deuxième semaine, puis tend vers une valeur voisine de 60. p. p. m. (figure 10). Il en est de même, toujours avec le sol TH, pour l'azote minéral provenant de la minéralisation de la tyrosine (figure 11).

b) *Le taux d'azote minéralisé dans le sol ne croît pas forcément avec l'humidité.* C'est ainsi que l'on observe très nettement dans le sol TH, une baisse du taux de minéralisation apparent au pF 4,2 par rapport au pF 4,8 (figure 10).

Ces phénomènes, à première vue anormaux, seront expliqués au chapitre X.

C. — LES DIFFÉRENTS SEUILS CARACTÉRISANT LES PROCESSUS DE MINÉRALISATION DE L'AZOTE DANS LE SOL.

Aux deux chaînons de minéralisation de l'azote organique, correspondent deux seuils dont la définition est évidente :

— *le seuil d'ammonification* ou pF limite pour lequel on observe une augmentation significative du taux d'azote ammoniacal dans le sol ;

— *le seuil de nitrification* ou pF limite pour lequel on observe une augmentation significative du taux d'azote nitrique dans le sol.

Pour les sols caractérisés par une nitrification active, et notamment dans le cas de la minéralisation de l'azote organique préexistant, se présente une difficulté d'interprétation résultant de ce que l'azote organique est entièrement minéralisé sous forme nitrique. Dans ces conditions, la détermination des seuils de nitrification est immédiate ; mais il n'en est pas de même pour l'ammonification. En réalité, l'indétermination relative aux seuils d'ammonification n'est qu'apparente. Elle s'explique par le fait que les phénomènes de nitrification succèdent assez rapidement aux phénomènes d'ammonification pour les masquer, bien que ces derniers les précèdent nécessairement. Il faut donc admettre que les seuils d'ammonification et de nitrification sont alors confondus.

L'exemple le plus typique en est fourni par la minéralisation de l'azote organique préexistant dans les sols d'argile noire (en particulier dans le sol TH) caractérisés par un pouvoir nitrificateur élevé. La figure 16 met bien en évidence l'augmentation significative du taux d'azote nitrique dès le pF 4,9, alors que la teneur en azote ammoniacal — qui est représentée par la différence entre les ordonnées des courbes d'ammonitrification et de nitrification — a, au contraire, tendance à diminuer lorsque le pF diminue, c'est-à-dire lorsque l'humidité augmente. On admet alors que le seuil d'ammonification est confondu avec le seuil de nitrification et qu'il peut être évalué à 4,9.

Par la suite, lorsqu'on aura affaire à des seuils d'ammonification ainsi estimés, on fera figurer les valeurs correspondantes entre crochets pour attirer l'attention sur le fait qu'il ne s'agit pas de valeurs obtenues directement par l'expérience (tableaux 19 et 23).

A côté des seuils d'ammonification et de nitrification, on a noté, dans certains

cas, l'apparition de seuils d'*immobilisation de l'azote minéral global*. Nous reviendrons sur ce problème ultérieurement (chapitre VII). On a déterminé enfin, un *seuil de disparition de la tyrosine* qui présente, à première vue, moins d'intérêt, mais qui a toutefois permis certaines comparaisons intéressantes.

D. — MINÉRALISATION DE LA CASÉINE

I. — *Technique expérimentale*

Les enrichissements exprimés en mg pour 100 g de sol ont été effectués sur les bases suivantes :

Caséine	127 mg
Mélange minéral SI	3 mg
Carbonate de calcium précipité	500 mg

Le mélange minéral SI a déjà été décrit au chapitre I, par. D. La caséine renfermant 15,8 p. 100 d'azote, cet enrichissement correspond à l'apport de 200 p.p.m. d'azote sous forme organique.

La durée d'incubation adoptée a été de 4 semaines à compter du jour de l'enrichissement. Les trois sols utilisés pour l'étude de la minéralisation de la caséine ont été choisis en raison de leur pouvoir nitrificateur très variable. Élevé dans le cas de l'argile noire tropicale basique TH, ce pouvoir diminue sensiblement dans le cas de l'argile noire tropicale faiblement acide PT, pour n'être que médiocre dans le sol faiblement ferrallitique DR.

2. — *Seuils de minéralisation de l'azote de la caséine*

Les *seuils d'ammonification* sont très rapprochés quels que soient les sols, puisque leurs valeurs sont comprises entre les pF 4,9 et 5,0 (tableau 19).

Par contre, les seuils de *nitrification* varient dans de larges limites entre le pF 4,6 (dans le sol TH dont on a déjà reconnu le pouvoir nitrificateur intense), et un pF compris entre 2,7 et 4,4 dans le sol DR caractérisé par un pouvoir nitrificateur déficient.

3. — *Allure des processus de minéralisation de la caséine*

Aux humidités inférieures au point de flétrissement, il y a un retard très net de la nitrification par rapport à l'ammonification qui se traduit, sur la figure 12, par un décalage spectaculaire entre les courbes d'ammonitrification (courbes supérieures) et les courbes de nitrification (courbes inférieures). Mais au pF 2,7 ce décalage disparaît pour les sols nitrifiant bien (sols d'argile noire TH et PT) ; il s'atténue, mais est encore très important pour le sol DR à pouvoir nitrificateur médiocre.

E. — DÉGRADATION DE LA TYROSINE

I. — *Seuils de minéralisation de la tyrosine*

Les enrichissements exprimés en mg pour 100 g de sol ont été effectués sur les bases suivantes :

Tyrosine	260 mg
Mélange minéral SI	3 mg
Carbonate de calcium précipité	500 mg

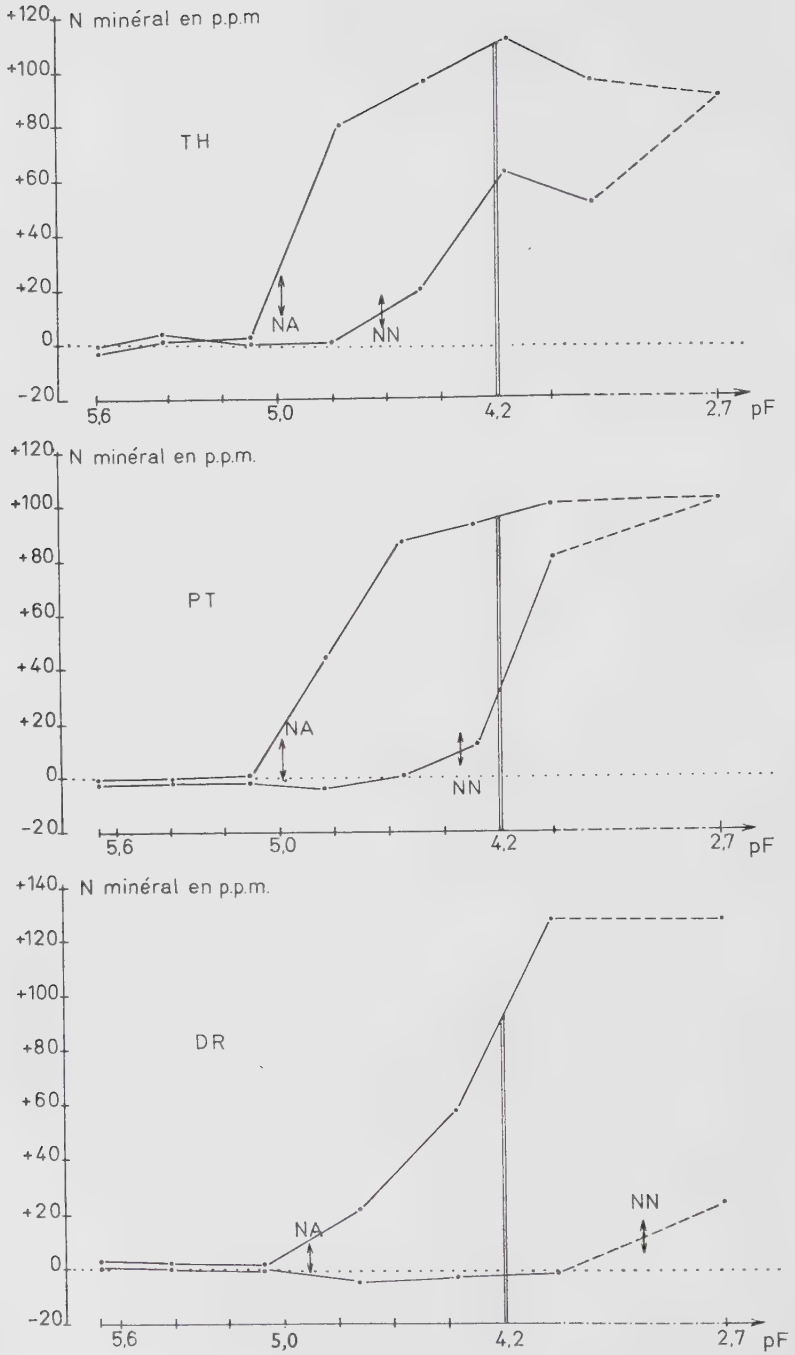


FIG. 12. — Influence du pH sur l'ammonitrification et la nitrification de la caséine. Dans chaque graphique, la courbe supérieure correspond à l'ammonitrification et la courbe inférieure à la nitrification. Les lettres NA indiquent l'emplacement des seuils d'ammonification et les lettres NN celui des seuils de nitrification. De haut en bas : sols d'argile noire tropicale TH, PT et sol faiblement ferrallitique DR.

La tyrosine renfermant 7,7 p. 100 d'azote, cet enrichissement correspond à un apport de 200 p.p.m. d'azote sous forme organique. Les autres caractéristiques du protocole expérimental sont identiques à celles qui ont été adoptées pour la caséine.

Il découle du tableau 19 et de la figure 13, que les *seuils d'ammonification* sont stabilisés à des pF compris entre 5,0 et 5,3. Ils sont donc, dans les trois cas, supérieurs aux résultats homologues concernant la caséine. On est, dans ces conditions, conduit à penser que le niveau des seuils dépend, au moins partiellement, de la nature de la substance métabolisable testée.

TABLEAU 19

Seuils de minéralisation de l'azote de la caséine, de la tyrosine, des feuilles d'Arachide broyées, de l'azote préexistant naturellement dans le sol et seuils de nitrification du sulfate d'ammoniaque.

Type de sol	Nature du seuil	Caséine	Tyrosine	Arachide	Azote préexist.	Sulfate d'ammon.
Argile noire tropicale TH	Ammonification	5,0	5,2	5,5	[4,9]	—
	Nitrification	4,6	—	—	4,9	4,6
	Immobilisation de l'azote nitrique...	—	4,3	5,2	—	—
Argile noire tropicale PT	Ammonification	5,0	5,3	5,5	[4,8]	—
	Nitrification	4,3	—	—	4,8	4,3
	Immobilisation de l'azote nitrique...	—	4,4	4,8	—	—
Sol faiblement ferrallitique DR	Ammonification	4,9	5,0	5,5	[4,8]	—
	Nitrification	2,7 < S < 4,4	—	—	4,8	2,7 < S < 3,7
	Immobilisation de l'azote nitrique...	—	2,7	2,7 < S < 4,0	—	—

En ce qui concerne la *nitrification*, on observe une diminution du taux d'azote nitrique par rapport au témoin, de sorte qu'il a été possible de déterminer un seuil d'immobilisation qui se situe à un pF supérieur à 4,2 pour les deux sols d'argile noire et au voisinage de l'humidité équivalente pour le sol faiblement ferrallitique DR.

La figure 13 fait ressortir l'apparition, sur les courbes d'ammonitrification des deux sols d'argile noire TH et PT, d'un *maximum* très net placé entre les pF 5,0 et 4,2 suivi d'un *minimum* situé entre les pF 4,2 et 2,7. On expliquera ce phénomène au chapitre consacré aux interactions des cycles du carbone et de l'azote.

En ce qui concerne les phénomènes d'immobilisation, on remarquera simplement que leur intensité, faible aux pF élevés, s'accroît très nettement jusqu'au pF 2,7.

2. — Seuils de disparition de la tyrosine

Parallèlement au seuil de démarrage de la minéralisation qu'on vient d'étudier, on a cherché à déterminer un seuil de disparition de la tyrosine incorporée au sol.

L'enrichissement des échantillons a été effectué aux doses suivantes exprimées en mg pour 100 g de sol :

Tyrosine	32,3 mg
Mélange minéral SI	0,4 mg
Carbonate de calcium précipité	66,2 mg

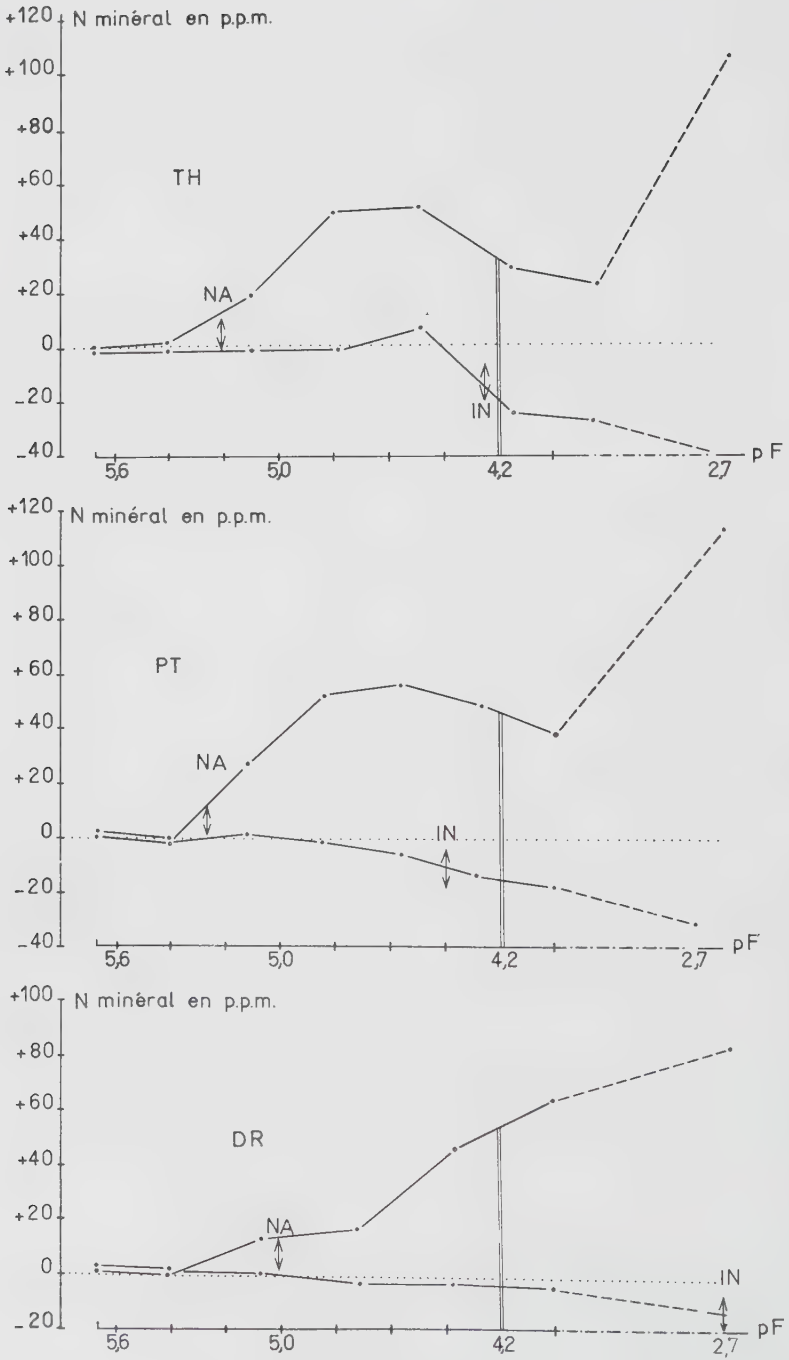


FIG. 13. — Même protocole expérimental et mêmes sols que dans le cas de la figure 12, mais la caséine a été remplacée par la tyrosine. Les lettres NA indiquent l'emplacement des seuils d'ammonification et les lettres IN celui des seuils d'immobilisation de l'azote nitrique.

ce qui correspond à un apport d'azote organique de 25 p.p.m. L'incubation a été fixée à six semaines. On a examiné au chapitre I, par. F, les raisons pour lesquelles on a adopté une dose d'enrichissement plus faible et un temps d'incubation plus long que dans le cas de la mesure du seuil de démarrage de la minéralisation. Le tableau 20 donne, pour 8 sols, les niveaux des seuils qui s'échelonnent entre les pF 3,7 et 4,9.

TABLEAU 20

Seuils de disparition de la tyrosine en six semaines.

Type de sol	Référence	H %	pF
Sol ferrugineux tropical non lessivé	TV	1,5	4,2
Sol ferrugineux tropical lessivé	DH	1,9	4,0
	SOR-10	3,1	3,7
Sol ferrallitique	DR	1,6	4,3
	SF	3,1	4,6
	KA	14,0	4,3
Sol d'argile noire	TH	8,7	4,9
	PT	5,8	4,8
Sol hydromorphe typique.....	KB	8,8	4,7

En ce qui concerne les différences de comportement parfois assez considérables existant entre les sols, elles s'expliquent, comme dans le cas, du seuil de démarrage, par le fait que certains d'entre eux disposent d'associations microbiennes xérophiles bien adaptées à la dégradation de la tyrosine (sols TH, PT, KB) alors que d'autres ne sont pas aussi bien pourvus (sols TV, DH, SOR-10, DR).

F. — MINÉRALISATION DES FEUILLES D'ARACHIDE BROYÉES

1. — *Technique expérimentale*

La plupart des auteurs dont SHAW, ROBINSON, SIMON, ont adopté, pour l'étude de la décomposition de la matière organique dans le sol, des enrichissements de l'ordre de 1 à 2 p. 100 (108, 109). Les enrichissements en substances végétales broyées ont toujours été faits ici à la dose de 1 p. 100, ce qui, dans le cas particulier des feuilles d'Arachide qui renferment 3,38 p. 100 d'azote, constitue un apport de 338 p.p.m. d'azote (tableau 17).

La durée de l'incubation a été fixée à 4 semaines pour compter du jour de l'enrichissement.

L'étude de la minéralisation des feuilles d'Arachide broyées a été effectuée sur 11 sols appartenant à 5 types pédologiques différents (tableau 21 et figure 14).

2. — *Seuils de minéralisation de l'azote des feuilles d'Arachide broyées*

Le tableau 21 montre que les seuils d'ammonification des feuilles d'Arachide broyées se situent entre les pF 5,2 et 5,5. Il est intéressant de souligner, dès main-

nant, que ces seuils sont encore plus élevés que les seuils homologues déterminés pour la caséine ou la tyrosine.

De même que la tyrosine, les feuilles d'Arachide broyées ne nitrifient pas mais provoquent une *immobilisation de l'azote nitrique* préexistant ou se formant dans le sol pendant l'incubation. On a cherché à déterminer les seuils d'immobilisation des nitrates. Mais ceux-ci se sont révélés très variables : ils vont, en effet du pF 5,2 au pF 2,7. La cause de cette dispersion est due au fait que chaque sol est caractérisé par un potentiel nitrificateur qui lui est propre. En effet, aux seuils supérieurs à 4,2, correspondent les sols dont la teneur en azote minéral et minéralisable sous forme nitrique est supérieure à 30 p.p.m., et inversement (tableau 15). On conçoit aisément que, si la dose d'azote nitrique dans le sol est faible, alors que l'erreur expérimentale reste relativement élevée, les seuils se trouvent décalés vers les fortes humidités.

TABLEAU 21

*Seuils d'ammonification et d'immobilisation des nitrates
dans des échantillons de sol enrichis en poudre de feuilles d'Arachide.*

Type de sol	Référence	Ammonification	Immobilisation de l'azote nitrique
Sol ferrugineux tropical non ou peu lessivé	TV DIOR	5,2	4,0
		5,5	—
Sol ferrugineux tropical lessivé	DH SOR-10	5,2	2,7 < S < 4,1
		5,6	4,0
Sol ferrallitique	DR SF KA	5,5	2,7 < S < 4,0
		5,6	4,2
		5,6	5,2
Sol d'argile noire	TH PT	5,5	5,2
		5,5	4,8
Sol hydromorphe typique	KB SOR-130	5,6	4,6
		5,6	3,9

3. — *Allure des processus de minéralisation des feuilles d'Arachide broyées*

Les courbes de minéralisation des feuilles d'Arachide broyées, dont la figure 14 donne quelques exemples typiques, présentent une grande analogie avec les courbes de minéralisation de la tyrosine (figure 13). On retrouve encore la présence dans la plupart des sols, d'un *maximum d'ammonitrification* très net correspondant ici à, pF un supérieur à 4,6 *suivi d'un minimum* souvent situé au voisinage du point de flétrissement, mais pouvant se déplacer dans les cas extrêmes du pF 4,8 au pF 2,7.

G. — NITRIFICATION DE L'AZOTE AMMONIACAL APPORTÉ SOUS FORME DE SULFATE D'AMMONIAQUE

1. — *Technique expérimentale*

Les enrichissements exprimés en mg pour 100 g de sol ont été effectués sur les bases suivantes :

Sulfate d'ammoniaque.....	95 mg
Mélange minéral SI.....	3 mg
Carbonate de calcium précipité.....	500 mg

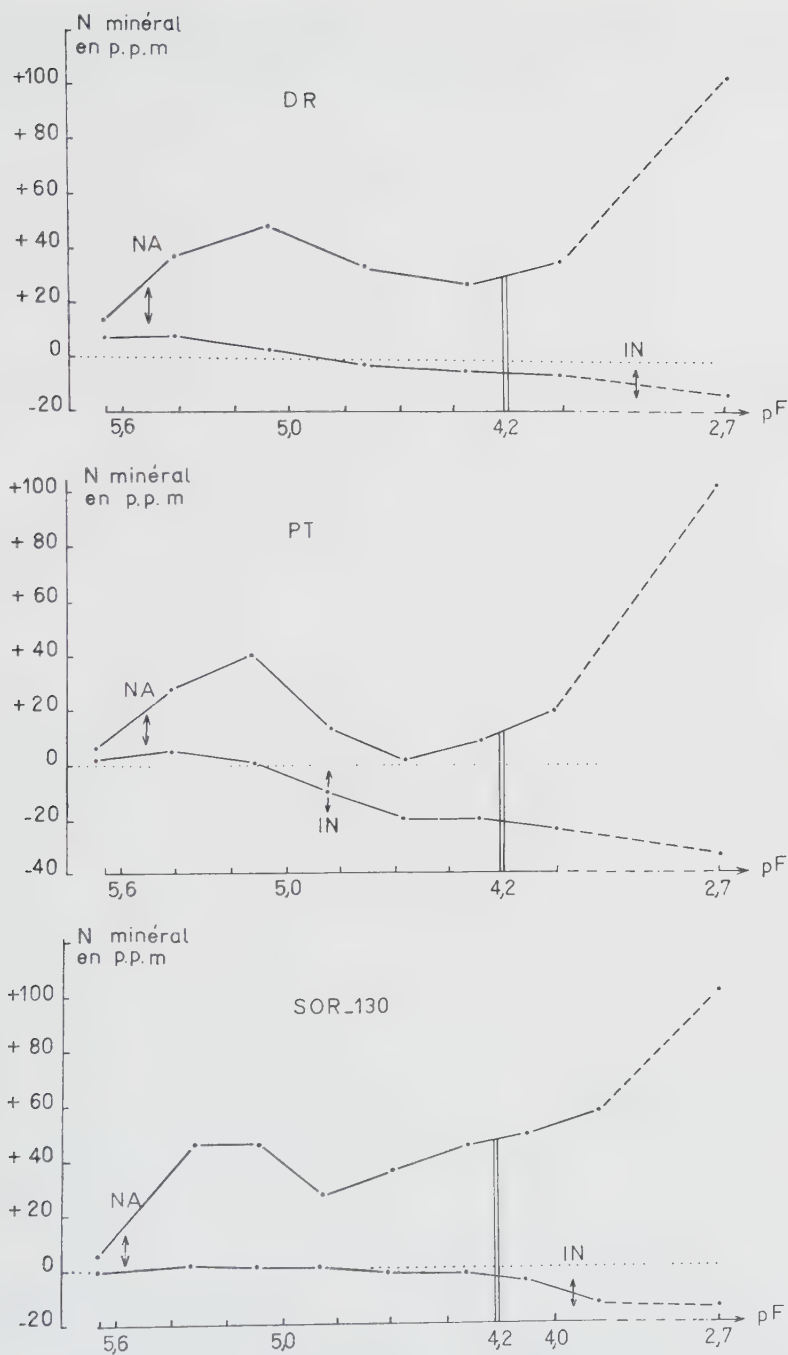


FIG. 14. — Influence du pF sur la minéralisation de l'azote contenu dans les feuilles d'Arachide broyées. Dans chaque graphique, la courbe supérieure correspond à l'ammonitrification et la courbe inférieure à la nitrification. Les lettres NA indiquent l'emplacement des seuils d'ammonitrification et les lettres IN celui des seuils d'immobilisation de l'azote nitrique. De haut en bas : sol faiblement ferrallitique DR, sol d'argile noire tropicale PT et sol hydromorphe typique SOR-130.

ce qui correspond à un apport de 200 p.p.m. d'azote sous forme ammoniacale.

Après 4 semaines d'incubation, on a effectué les dosages d'azote ammoniacal et nitrique sur 12 sols appartenant à 6 types pédologiques différents (tableau 22 et figure 15).

TABLEAU 22

Seuils de nitrification du sulfate d'ammoniaque.

Type de sol	Référence	Seuil
Sol brun subaride	BB	4,3
	BR	2,7 < S < 3,6
Sol ferrugineux tropical non ou peu lessivé	TV	2,7 < S < 4,0
	DIOR	2,7 < S < 3,8
Sol ferrugineux tropical lessivé	DH	2,7 < S < 3,7
Sol ferrallitique	DR	2,7 < S < 3,7
	SF	2,7 < S < 3,9
	KA	S < 2,7
Sol d'argile noire tropicale	TH	4,7
	PT	4,3
	BAN	4,2
Sol hydromorphe typique	SOR-130	4,0

A titre de vérification, on a effectué des numérations de la microflore nitrifiante, par la technique en milieu liquide de COPPIER et de BARJAC (27) modifiée sur 3 sols enrichis en sulfate d'ammoniaque et 2 sols enrichis en urée.

2. — Seuils de nitrification

Il résulte de l'examen du tableau 22 et de la figure 15 que les seuils de nitrification se déplacent sur une large gamme de pF comprise entre 4,7 et 2,7. Il faut voir là, la conséquence de la variabilité de la composition de la microflore nitrifiante suivant les sols. Contrairement à ce que l'on pensait il y a quelques années, il semble, en effet, que la nitrification ne soit pas le monopole de quelques germes du groupe *Nitrosomonas* et *Nitrobacter*, puisqu'on a découvert qu'un certain nombre d'hétérotrophes étaient capables de former des nitrates, soit à partir de l'azote organique, soit même à partir de l'ammoniac (99). La nitrification peut être le fait de Bactéries, d'Actinomycètes ou de Champignons, microorganismes dont on connaît la diversité des exigences écologiques.

Quoiqu'il en soit, les seuils de nitrification sont, pour la plupart, voisins du pF 4,2 ou inférieurs à ce pF. Ils correspondent donc à un pF beaucoup plus faible que les seuils d'ammonification. On comprend facilement que, dans ces conditions, lors du dessèchement du sol, la nitrification disparaisse avant l'ammonification. La nitrification ne se poursuit au-delà du pF 4,3 que dans les sols dotés d'une microflore nitrifiante, à la fois active et xérophile, comme c'est le cas pour les sols d'argile noire et, à un degré moindre, pour le sol brun subaride BB.

La méthode microbiologique utilisée parallèlement à la méthode biochimique a donné des résultats parfaitement concordants dans le cas des argiles noires, que l'enrichissement soit effectué à partir du sulfate d'ammoniaque ou de l'urée. Avec les sols

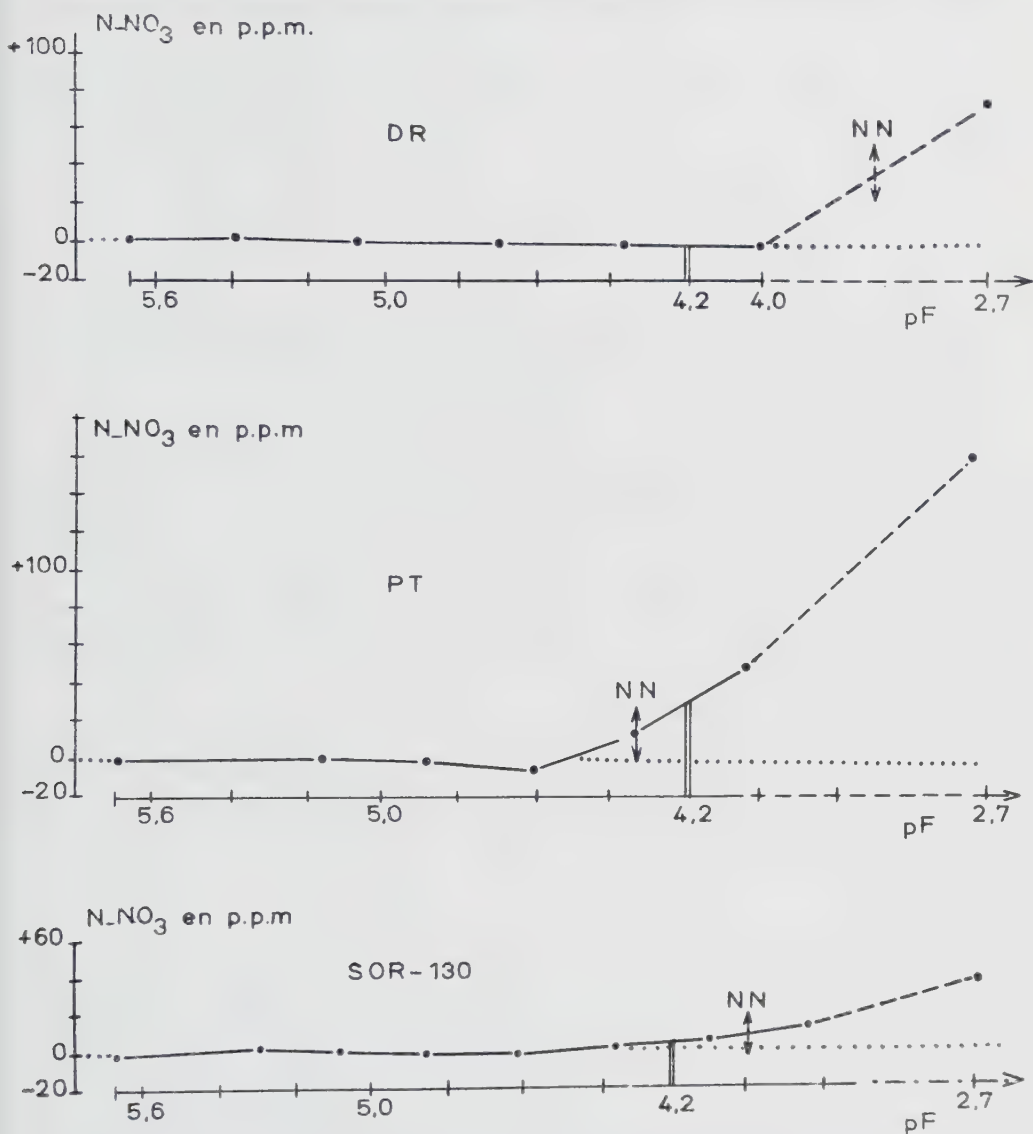


FIG 15. — Influence du pF sur la nitrification du sulfate d'ammoniaque. Les lettres NN indiquent l'emplacement des seuils de nitrification. De haut en bas sol faiblement ferrallitique DR, sol d'argile noire tropicale PT, sol hydromorphe typique SOR-130.

bruns subarides (BB) et avec les sols ferrugineux tropicaux (DH), on a observé un abaissement du seuil de près d'une unité. Mais la conclusion générale reste la même, à savoir que les seuils de nitrification correspondent à un pF beaucoup plus faible que les seuils d'ammonification.

H. — MINÉRALISATION DE L'AZOTE ORGANIQUE PRÉEXISTANT NATURELLEMENT DANS LE SOL

I. — *Technique expérimentale*

Les échantillons de sol non enrichis ont été soumis à une incubation de cinq semaines, la première semaine correspondant à la semaine d'équilibre dans le cas des échantillons enrichis.

Quinze sols appartenant à six groupes pédogénétiques différents ont été étudiés.

2. — *Seuils de minéralisation de l'azote organique préexistant dans le sol*

Il résulte de l'examen du tableau 23 que les seuils déterminés dans les sols non enrichis sont très dispersés : ils s'échelonnent entre les pF 4,9 et 2,7. Comment expliquer ces variations à la lumière des résultats antérieurs ?

On a vu que le niveau des seuils d'ammonification varie non seulement en fonction du type de sol, mais aussi en fonction du type de matière organique incorporée. C'est ainsi que le seuil de minéralisation de l'Arachide est plus élevé que celui de la tyrosine, qui est lui-même plus élevé que celui de la caséine. On sait, d'autre part, depuis les travaux de MICHOUSTINE, que les sols sont caractérisés par des associations microbiennes très diverses (89). Il est donc permis de penser qu'à des sols appartenant à des types pédologiques différents, possédant des microflore variées et caractérisés chacun par une matière organique de composition particulière, correspondent des seuils situés à des niveaux différents.

TABLEAU 23

*Seuils d'ammonification et de nitrification de l'azote organique préexistant
déterminés dans des échantillons de sol non enrichis*

Type de sol	Référence	Ammonification	Nitrification
Sol brun subaride	BB	[4,6]	4,6
	BR	[4,3]	4,3
Sol ferrugineux tropical non ou peu lessivé	TV	[2,7 < S < 4,0]	2,7 < S < 4,0
	DIOR	[2,7 < S < 4,0]	2,7 < S < 4,0
Sol ferrugineux tropical lessivé	DH	[2,7 < S < 4,0]	2,7 < S < 4,0
	SOR-10	[3,9]	3,9
Sol ferrallitique	DR	[4,8]	4,8
	SF	4,5	2,7 < S < 4,2
	KA	4,5	—
Sol d'argile noire	TH	[4,9]	4,9
	PT	[4,8]	4,8
	PT-61	[4,5]	4,5
	BAN	[4,4]	4,4
Sol hydromorphe typique	KB	4,5	4,3
	SOR-130	4,5	4,0

Il est possible de distinguer dès à présent :

- a) *les sols à seuil d'ammonification peu élevé* (inférieur à 4,2) :
 — sols ferrugineux tropicaux non lessivés : TV et DIOR ;
 — sols ferrugineux tropicaux lessivés : DH et SOR-10.
- b) *les sols à seuil d'ammonification élevé* (compris entre 4,2 et 4,9) :
 — sols bruns subarides : BB et BR ;
 — sols ferrallitiques : DR, SF et KA ;
 — sols d'argile noire : TH, PT, PT-61 et BAN ;
 — sols hydromorphes typiques : KB et SOR-130.

Nous qualifierons elliptiquement l'azote organique du premier groupe de sol du terme *hygrominéralisable* alors que, dans le deuxième cas, nous emploierons le terme de *xérominéralisable*.

Le caractère d'hygrominéralisation ou de xérominéralisation n'est pas seulement lié à la nature de la matière organique, mais aussi à l'équipement microbiologique du sol ainsi qu'à diverses autres propriétés physiques et chimiques du milieu édaphique.

Si l'on compare l'importance relative du pouvoir ammonifiant et du pouvoir nitrificateur, on peut distinguer :

a) *les sols à ammonification prépondérante*, caractérisés par un décalage important entre la courbe d'ammonitrification (courbe supérieure) et la courbe de nitrification (courbe inférieure), les plus représentatifs étant les sols hydromorphes typiques (figure 16, sol SOR-130).

b) *les sols à nitrification prépondérante*, caractérisés par des courbes d'ammonitrification et de nitrification rapprochées, à très rapprochées l'une de l'autre, les plus typiques étant les sols d'argile noire tropicale (fig. 16, sol TH).

Alors que dans les expériences antérieures l'enrichissement masquait partiellement les propriétés intrinsèques du sol, celles-ci apparaissent avec netteté dans les essais de minéralisation sans enrichissement. L'on conçoit facilement alors que, les sols testés appartenant à des catégories pédologiques très différentes, l'allure des courbes de minéralisation soit extrêmement variable.

I. — COMPARAISON DES SEUILS D'AMMONIFICATION ET DE NITRIFICATION

1. *Seuils d'ammonification*

Ils sont très nettement liés à la nature de la matière organique azotée. C'est ainsi qu'on peut classer, dans l'ordre croissant suivant, les seuils de minéralisation des trois substances organiques essayées :

- a) *caséine* : pF 4,9 à 5,0, soit une tension de 79 à 100 atmosphères ;
- b) *tyrosine* : pF 5,0 à 5,3, soit une tension de 100 à 200 atmosphères ;
- c) *poudre de feuilles d'Arachide* : pF 5,2 à 5,5, soit une tension de 160 à 400 atmosphères.

Quant à l'azote organique préexistant dans le sol, sa nature est tellement variable qu'il est impossible de prédire le seuil correspondant sauf, bien entendu, si l'on connaît parfaitement le type de sol lui-même. C'est ainsi que l'on a pu démontrer que les sols d'argile noire tropicale sont, à l'inverse des sols ferrugineux tropicaux lessivés, caractérisés par des seuils d'ammonification de l'azote organique préexistant relativement élevés (tableau 23).

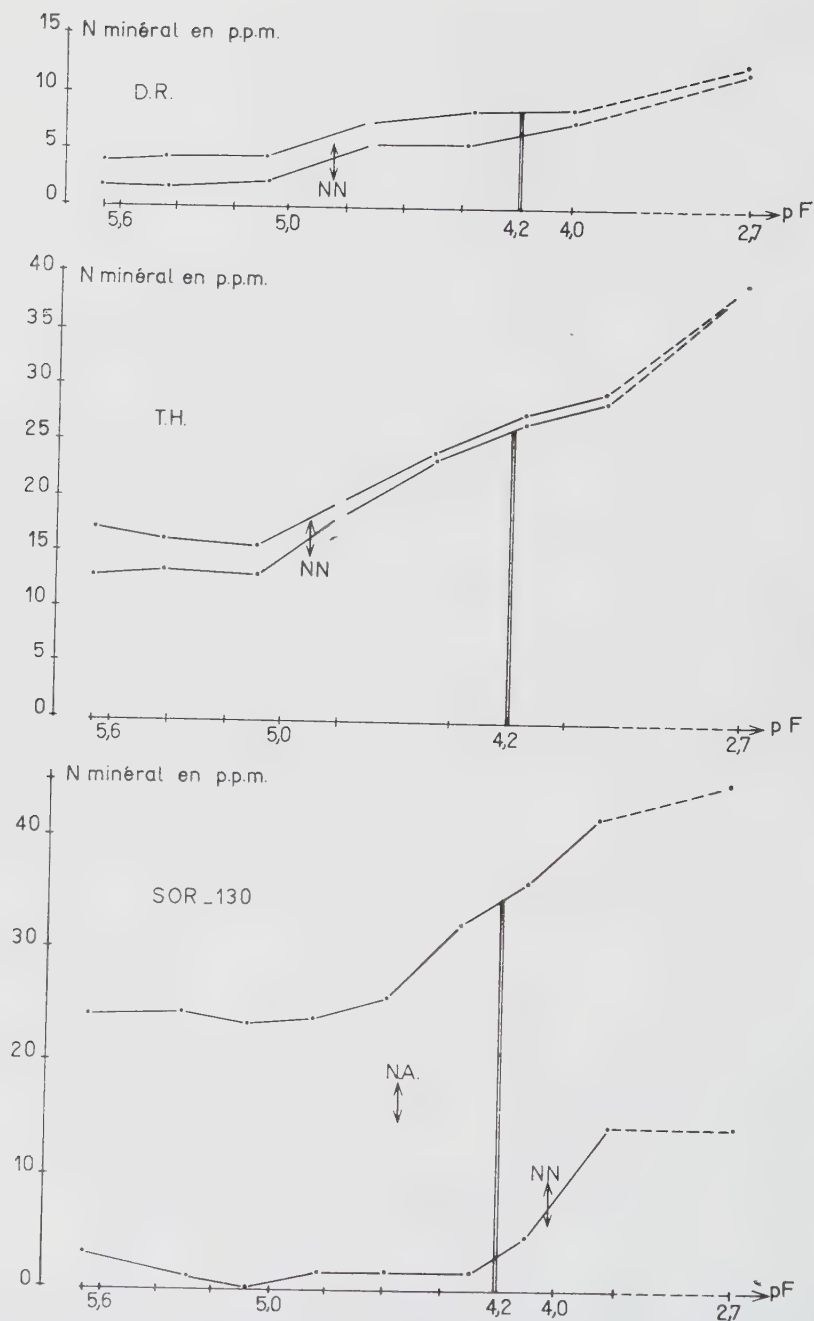


FIG. 16. — Influence du pF sur l'ammonitrification et la nitrification de l'azote organique préexistant dans le sol. Dans chaque graphique, la courbe inférieure correspond à la nitrification et la courbe supérieure à l'ammonitrification. Les lettres NA indiquent l'emplacement des seuils d'ammonification, les lettres NN celui des seuils de nitrification. De haut en bas : sol faiblement ferrallitique DR, sol d'argile noire tropicale TH et sol hydromorphe typique SOR-130.

2. — *Seuils de nitrification*

Ils se situent en général au voisinage ou au-dessous du pF 4,2, soit à une tension égale ou inférieure à 16 atmosphères. Mais ils peuvent atteindre des pF un peu plus élevés, dans les argiles noires par exemple. On a déjà noté que ces seuils étaient sous la dépendance du type de sol, et qu'ils étaient sans doute particulièrement liés à la composition spécifique de la microflore nitrifiante correspondante.

Ils dépendent aussi de la nature de la substance azotée minéralisable. Mais cette influence n'est pas bien élucidée. Dans le cas de l'enrichissement en caséine et dans celui de l'enrichissement en sulfate d'ammoniaque, les seuils sont identiques dans les mêmes sols (tableau 19). Mais, si l'on compare à ces chiffres ceux qui correspondent à la minéralisation de l'azote préexistant dans le sol, on constate un décalage de 0,3 à 0,4 unité pF vers les faibles humidités. Ce décalage n'est pas très important, mais il est suffisant pour attirer l'attention sur le fait que des facteurs, autres que le type pédologique, interviennent dans la détermination du niveau des seuils. Il est probable que la nature de la substance organique joue un rôle aussi important que la composition spécifique de la microflore nitrifiante.

Si l'on compare le seuil de nitrification du sulfate d'ammoniaque — engrais d'un usage très fréquent dans la pratique agricole — et le seuil d'ammonification d'une substance organique quelconque, on constate un décalage parfois considérable qui peut dépasser une unité pF. On conçoit très bien que, dans ces conditions, lors du dessèchement du sol, la nitrification cesse alors que l'ammonification peut se poursuivre assez longtemps, et l'on s'explique aisément les résultats des observations déjà anciennes de GREAVE et CARTER (50) et des travaux récents de ROBINSON au Kenya (100) et MEYER au Congo (88) déjà signalés dans l'introduction.

J. — IMPORTANCE ET NATURE DES PROCESSUS DE MINÉRALISATION DE L'AZOTE AUX FAIBLES HUMIDITÉS

L'intensité de la minéralisation aux faibles humidités peut être considérable. En voici quelques exemples :

a) *En ce qui concerne la tyrosine*, la minéralisation au pF 4,8 dans le sol TH représente 47 p. 100 de la minéralisation au pF 2,7. Dans le sol PT ce rapport est de 44 p. 100 et dans le sol DR il est de 23 p. 100.

b) *En ce qui concerne les feuilles d'Arachide*, la minéralisation au pF 5,2 dans le sol TH représente 21 p. 100 de la minéralisation au pF 2,7. Dans le sol PT ce rapport est de 37 p. 100 et, dans le sol DR, il est de 43 p. 100. Dans le sol KA, il n'y a minéralisation qu'au-dessus du pF 4,4 ; aux pF plus bas, les phénomènes d'immobilisation l'emportent sur ceux de minéralisation.

c) *Dans le cas des sols non enrichis*, on a vu qu'il fallait distinguer les sols à azote organique hygrominéralisable et les sols à azote organique xérominéralisable. Parmi les argiles noires tropicales qui sont caractéristiques de cette deuxième catégorie, signalons, par exemple, que la minéralisation, au pF 4,8 dans le sol TH, représente 13 p. 100 de la minéralisation au pF 2,7. Dans le sol PT ce rapport s'élève à 24 p. 100. Les résultats concernant le sol DR sont entachés d'une erreur par excès due au développement relativement important des phénomènes de volatilisation de

l'azote ammoniacal au pF 2,7. On ne devra donc les considérer que comme des ordres de grandeur.

La nature biologique des processus de minéralisation aux faibles humidités a été vérifiée sur des échantillons de sol stériles et non stériles soumis à une incubation de 4 semaines à 30°C au pF 4,9. Après cette incubation, on constate, en effet, dans les échantillons de sol non stériles, une augmentation de 28 p.p.m. du taux d'azote minéral alors que, dans les échantillons stérilisés à l'autoclave ou traités avec un antibiotique (streptomycine) et un antifongique (Cu-8-oxyquinoléine), il n'y a aucune modification significative du taux d'azote minéral (tableau 24). Un autre indice de l'intervention des microorganismes dans les processus qui se déroulent à ces faibles humidités, réside dans le fait qu'on observe leur prolifération massive parallèlement à la minéralisation contrôlée par voie chimique.

TABLEAU 24

Vérification de la nature biologique des processus d'ammonification au pF 4,9 dans un sol l'argile noire tropicale (TH-T) enrichi en tyrosine à la dose de 0,26 %.

Traitement	Modification du taux d'azote ammoniacal après une incubation de 4 semaines
Sol non stérile.....	+ 28,1 p.p.m.
Sol stérilisé à l'autoclave.....	+ 4,2 p.p.m.
Sol traité à la streptomycine (3 %) et au Cu-8-oxyquinoléine (1 %) ...	— 3,0 p.p.m.
A (P = 0,05)	5,1

Lorsque l'humidité du sol est insuffisante, il n'y a plus minéralisation de l'azote par voie biologique. On peut alors se demander si la matière organique continue à évoluer sous l'influence de facteurs physiques, tels que le rayonnement infrarouge ou les radiations solaires. Dans une note publiée récemment, nous avons examiné,

TABLEAU 25

Influence du rayonnement infrarouge sur la teneur du sol en azote minéral global extractible par la méthode classique.

Type de sol	Référence	Teneur en azote minéral (N - NH ₃ + N - NO ₃) en p.p.m.		
		Sol non exposé	Sol exposé 7 jours en boîtes de Pétri ouvertes	A (P = 0,01)
Sol ferrugineux tropical non lessivé	DIOR-60	6,2	9,9 (+ 60 %)	1,4
Sol faiblement ferrallitique	DJF	12,5	17,0 (+ 36 %)	1,6
Sol d'argile noire	PT-60	4,0	9,0 (+ 125 %)	5,3
	BAN-59	3,7	11,0 (+ 197 %)	2,0
	BAN-R	12,0	24,7 (+ 106 %)	6,7
Sol hydromorphe typique	C	6,0	15,7 (+ 162 %)	1,4

dans des sols de l'Afrique Occidentale, *l'influence du rayonnement infrarouge sur la teneur du sol en azote minéral* extractible, suivant la méthode classique, par le chlorure de potassium (13). Il ressort du tableau 25 que l'augmentation du taux d'azote minéral extractible peut atteindre, dans les conditions expérimentales où nous nous sommes placé, jusqu'à deux fois le taux initial. On a vu ailleurs (37) que l'azote minéral ainsi libéré l'est presque exclusivement sous forme ammoniacale.

L'augmentation la plus forte observée, dans le cas d'une exposition de 83 jours au rayonnement solaire à Hann-Dakar, a été de 36 p. 100 dans un sol hydromorphe de Guinée.

Ces expériences qui confirment de façon éclatante celles que DROUINEAU et ses collaborateurs (41) ont réalisées, il y a une dizaine d'années, sous climat méditerranéen, démontrent que les horizons de surface peuvent subir, du fait des radiations solaires, des modifications qui se superposent ou font suite aux processus évolutifs d'origine biologique.

Ces résultats sont à rapprocher de ceux de BIRCH (14, 15) sur l'influence du dessèchement du sol sur la décomposition de l'humus et la nitrification. Cet auteur a montré, en effet, que le dessèchement du sol y entraînait des transformations se traduisant, lors de la réhumidification, par un accroissement de la minéralisation de l'azote et du carbone. Ces transformations, qui consistent essentiellement en un accroissement de la teneur en matière organique soluble dans l'eau, sont d'autant plus importantes que la période de sécheresse est plus longue.

En ce qui concerne l'importance de l'oxydation non biologique de l'ammoniac dans le sol, les différents auteurs sont loin d'être d'accord. Soulignons que WAKSMAN, cité par MORTLAND, estime que ce processus serait insignifiant, comparé aux processus biologiques (91).

L'étude de ces modifications d'origine physico-chimique sort du cadre de ce travail, mais il convenait de les signaler ici en raison de leur intérêt dans toutes les régions où la saison sèche est bien caractérisée.

CHAPITRE IV

CYCLE DU CARBONE

On classe, en général, les substances ternaires en quatre groupes « compte tenu de leur solubilité à laquelle est liée souvent la vitesse de décomposition dans le sol » (99) :

- a) substances très solubles : glucides simples, acides organiques ;
- b) substances peu solubles : hémicelluloses ;
- c) substances insolubles : amidon, cellulose, lipides, cires et résines ;
- d) la lignine bien connue pour sa grande résistance aux agents biologiques.

Parmi les différents corps que l'on pouvait tester aux faibles humidités, nous n'en avons retenu que quatre, caractérisés par des vitesses de décomposition dans le sol de plus en plus faibles. Ce sont : le glucose, l'amidon, la cellulose et la carboxyméthyl-cellulose que nous étudierons successivement.

Les échantillons de sol ont donc été enrichis avec ces substances hydrocarbonées auxquelles on a toujours ajouté de l'azote minéral de façon à ramener le rapport C/N au voisinage de 20. Bien entendu, les seuils correspondants ont été comparés aux seuils du carbone organique préexistant dans le sol.

De même que dans le cas du cycle de l'azote, on a, pour le cycle du carbone, déterminé à la fois des seuils de démarrage et des seuils de disparition.

Pour la détermination des seuils, on s'est adressé à des méthodes basées sur des principes aussi différents que la respirométrie, les numérations microbiennes, la disparition de l'hydrate de carbone incorporé, etc.

Le dégagement potentiel de CO_2 des sols présente un intérêt indiscutable car il semble entièrement dû à des activités biologiques (99, 120). Bien que la respirométrie apporte peu de renseignements sur l'activité des divers groupes de microorganismes présents, « cette technique offre l'avantage d'utiliser le milieu écologique global » (12). On l'a adoptée ici comme méthode de référence ; mais son application aux analyses de très grandes séries n'est pas toujours facile de sorte que, sauf exception, elle n'a été appliquée seulement qu'à quelques-uns des sols récoltés pour cette étude. On a alors dû choisir des échantillons représentant des groupes pédologiques à caractéristiques biologiques très différentes, c'est-à-dire :

— *d'une part des sols à niveau d'activité biologique très bas*, caractérisés par un dégagement potentiel de CO_2 très faible (inférieur à 15 mg CO_2 / 100 g de sol / 7 jours), le plus typique étant le sol faiblement ferrallitique sur sables DR.

— *d'autre part des sols caractérisés par l'exubérance relative de leur microflore* et par un dégagement potentiel de CO_2 moyen à élevé (supérieur à 40 mg CO_2 / 100 g de sol / 7 jours), les plus typiques étant les sols d'argile noire tropicale, par exemple les sols TH et PT. Sont à rapprocher dans ce dernier groupe, les sols hydromorphes typiques, par exemple le sol SOR-130.

On a appliqué à toute la gamme de sols récoltés les méthodes se prêtant bien aux analyses de grandes séries, telles que les méthodes basées sur la disparition du

substrat carboné (glucose ou amidon) ou la méthode d'apparition des colonies sur papier filtre (cellulolyse).

A. — APERÇU DE LA CINÉTIQUE DES PROCESSUS DE MINÉRALISATION DU CARBONE DANS LE SOL

I. — *Cas du glucose*

La disparition du glucose en fonction du temps a été suivie, à la fois dans le cas d'une argile noire tropicale (TH) et dans celui d'un sol faiblement ferrallitique (DR).

Les sols ont été enrichis en glucose et en sels minéraux aux doses suivantes exprimées en mg pour 100 g de sol :

Glucose	200 mg
Nitrate de potassium	30 mg
Mélange minéral SI	6 mg
Carbonate de calcium précipité	40 mg

ce qui correspond à un apport de 0,2 p. 100 de glucose.

Le dosage du glucose a été effectué, après extraction à l'eau à 80°C, suivant la technique d'ISSEKUTZ-BOTH (18).

Les courbes de teneur du sol en glucose en fonction du temps montrent que la dégradation de ce corps est encore très rapide aux pF élevés, même dans le cas du sol DR biologiquement peu actif. Au pF 4,9 dans le sol TH et au pF 4,7 dans le sol DR, il suffit de 48 heures pour que la glucolyse soit totale (figure 6).

2. — *Cas de l'amidon et de la cellulose*

L'évolution, en fonction du temps et du pF, des processus de dégradation de l'amidon, de la cellulose et du carbone organique préexistant naturellement dans le sol, a été suivie par la *méthode respirométrique*, suivant la technique indiquée ci-dessous.

Le sol d'argile noire tropicale utilisé ici (PT-61) a été enrichi, soit en amidon, soit en cellulose, aux doses suivantes exprimées en mg pour 100 g de sol :

a) *Enrichissement en amidon :*

Amidon soluble	500 mg
Nitrate de potassium	75 mg
Mélange minéral SI	15 mg
Carbonate de calcium précipité	100 mg

b) *Enrichissement en cellulose :*

La formule d'enrichissement diffère de la précédente seulement par le fait qu'on a remplacé l'amidon soluble par de la cellulose en poudre pour chromatographie Durieux apportée à la même dose.

La technique de dosage décrite ailleurs (35) a dû être modifiée. Dans la méthode originale, chaque échantillon de 100 mg de sol convenablement humidifié est mis dans un bocal de 1 litre à fermeture canette hermétique, dans lequel on place un bécher de 100 ml contenant la solution de soude titrée destinée à fixer le CO₂ dégagé pendant l'incubation. Or cette façon de procéder, dans le cas des faibles humidités, conduirait à modifier l'humidité des échantillons puisqu'il s'établirait un équilibre entre le sol et la solution de soude. Aussi a-t-on eu recours à l'artifice qui con-

siste à remplacer le bécher par un pèse-filtre, dont le [couvercle rodé n'est soulevé que quatre heures avant la fin de l'expérience, grâce à deux ficelles passant sous le joint du couvercle du bocal sans nuire à l'étanchéité.

Sur la figure 4, le graphique supérieur correspond au dégagement cumulé de CO_2 du sol non enrichi ; le graphique du milieu correspond à la dégradation de l'amidon et celui du bas à la dégradation de la cellulose. Pour ces deux derniers corps, on a déduit du dégagement global de CO_2 , le dégagement du témoin enrichi seulement en éléments minéraux (nitrate de potassium, mélange minéral SI et carbonate de calcium).

Les résultats ont déjà été analysés sommairement au chapitre I, par E, ci-dessus. On signalera ici plus particulièrement les différences de comportement existant entre les substances métabolisables :

— la dégradation de l'amidon, très rapide en début d'incubation, ralentit très nettement dès la fin de la première semaine ;

— la vitesse de dégradation de la cellulose est, à pF égal, beaucoup plus faible mais n'a, par contre, pas tendance à diminuer aussi nettement par la suite.

B. — DÉGRADATION DU GLUCOSE

Comme le glucose est une substance très facilement métabolisable, les seuils de démarrage et de disparition sont pratiquement identiques. Il est donc indifférent de déterminer l'un ou l'autre seuil. C'est pourquoi nous avons opté pour la manipulation se prêtant le mieux à l'expérimentation de série ; dans ce cas particulier, c'est incontestablement celle qui consiste à mesurer le seuil de disparition.

On a toutefois également calculé, à titre de référence, les seuils déterminés avec la méthode respirométrique.

I. — *Seuils de démarrage de la glucolyse déterminés par la méthode respirométrique*

La technique expérimentale est celle qui a été décrite au paragraphe A ci-dessus, la durée d'incubation ayant été fixée à une et deux semaines. Les seuils de démarrage de la glucolyse se situent aux pF 5,4 ou 5,5 quelles que soient les durées d'incubation adoptées (tableau 26).

TABLEAU 26

Comparaison des seuils de glucolyse, d'amylolyse, de cellulolyse, de carboxyméthylcellulolyse et de dégradation du carbone organique du sol, déterminés par la méthode respirométrique avec une et deux semaines d'incubation.

Nature du seuil	Sol d'argile noire (TH - T)		Sol faiblement ferrallitique (DR)	
	1 semaine	2 semaines	1 semaine	2 semaines
Glucolyse	5,4	5,4	5,4	5,5
Amylolyse	5,1	5,2	5,0	5,2
Cellulolyse	4,3	4,5	$2,7 < S < 4,0$	4,2
Carboxyméthylcellulolyse	$2,7 < S < 3,7$	3,9	$S < 2,7$	$2,7 < S < 4,0$
Dégradation du carbone organique du sol	5,2	5,0	4,8	5,0

2. — *Seuils de disparition du glucose déterminés par la technique d'humidification directe*

a) *Technique expérimentale.*

L'enrichissement adopté a déjà été décrit au paragraphe A ci-dessus. En ce qui concerne la durée d'incubation, elle a été déduite d'une expérience préliminaire synthétisée par la figure 3, d'où il résulte que la pente de la courbe de disparition complète du glucose en fonction du temps est très faible dès la première semaine pour les sols biologiquement actifs. Mais il faut attendre la quatrième semaine, pour que cette courbe devienne asymptotique, dans le cas des sols du type DR. Aussi a-t-on fixé uniformément à quatre semaines la durée d'incubation après laquelle tous les échantillons sont soumis à un test qualitatif du glucose. L'humidité la plus faible, pour laquelle il y a eu disparition totale de ce corps, correspond au seuil de disparition.

b) *Résultats :*

Les déterminations effectuées sur quinze sols, appartenant à six types pédologiques différents, montrent que le *seuil de disparition du glucose est très nettement stabilisé autour du pF 5,3*, avec pour valeurs extrêmes 5,0 et 5,5 (tableau 27).

TABLEAU 27
Seuils de disparition du glucose en quatre semaines.

Type de sol	Référence	H %	pF
Sol brun subaride	BB	3,0	5,4
	BR	0,5	5,5
Sol ferrugineux tropical non ou peu lessivé	TV	0,8	5,3
	DIOR	0,5	5,3
Sol ferrugineux tropical lessivé	DH	1,0	5,3
	SOR-10	1,1	5,2
Sol ferrallitique	DR	0,7	5,3
	SF	1,3	5,3
	KA	8,8	5,0
Sol d'argile noire	TH	6,9	5,3
	PT	4,9	5,2
	PT-61	4,8	5,4
	BAN	5,0	5,4
Sol hydromorphe typique	KB	5,7	5,2
	SOR-130	2,3	5,3

Pour la glucolyse, le niveau du seuil est donc indépendant du type de sol ; ceci s'explique bien par le fait qu'il existe toujours, même dans les sols biologiquement les plus pauvres, des germes susceptibles de dégrader rapidement le glucose.

3. — *Seuils de disparition du glucose déterminés par la technique d'humidification indirecte*

Cette technique consiste, ainsi qu'on l'a vu, à mettre en équilibre des échantillons de sol dans des exsiccateurs où l'humidité relative est maintenue constante par des solutions saturées.

a) *Technique expérimentale :*

Trois lots de sol ont été mis en équilibre 14 jours dans deux exsiccateurs : l'un contenant une solution saturée de chlorure de potassium (humidité relative de 84 p. 100), l'autre une solution saturée de phosphate monoammonique (humidité relative de 92 p. 100). Tous les échantillons ont été ensuite enrichis dans les conditions précisées au paragraphe A ci-dessus. Après quatre semaines d'incubation, chaque échantillon a été soumis à un dosage qualitatif du glucose.

b) *Résultats :*

Il n'y a eu disparition du glucose que dans les exsiccateurs où l'humidité relative était de 92 p. 100. On en conclut que le seuil de disparition du glucose se situe, pour les trois sols étudiés, entre le pF 5,4 (correspondant à l'humidité relative de 84 p. 100) et le pF 5,1 (correspondant à l'humidité relative de 92 p. 100). Ces résultats confirment parfaitement ceux qui ont été obtenus par la méthode d'humidification directe (tableau 28).

TABLEAU 28

Disparition du glucose en quatre semaines dans un sol en équilibre avec une atmosphère d'humidité relative fixe.

Type de sol	Référence	Humidité relative de l'atmosphère	pF du sol	Présence de glucose
Sol d'argile noire tropicale	TH	84 %	5,4	+
		92 %	5,1	0
	PT	84 %	5,4	+
		92 %	5,1	0
Sol ferrugineux tropical lessivé	DH	84 %	5,4	+
		92 %	5,1	0

4. — *Besoins minima en eau de la microflore responsable de la dégradation du glucose*

Les caractéristiques écologiques de la microflore glucolytique classent ce groupe ment physiologique parmi les moins exigeants en eau. On doit le rapprocher à ce point de vue de la microflore responsable de l'ammonification des feuilles d'Arachide (chapitre III, par. F) et de la microflore minéralisant le glycérophosphate (chapitre VI, par. B).

C. — DÉGRADATION DE L'AMIDON

1. — *Seuils de démarrage de l'amylolyse déterminés par la méthode respirométrique*

La technique expérimentale est toujours celle qui a été décrite au par. A ci-dessus, la durée d'incubation ayant été fixée à une et deux semaines.

Les seuils de démarrage de l'amylolyse ainsi déterminés pour les sols DR et TH, se situent au pF 5,0-5,1 pour l'incubation d'une semaine, et au pF 5,2 pour l'incubation de deux semaines (tableau 29).

TABLEAU 29

Détermination des seuils d'amylolyse par cinq méthodes différentes.

Méthodes	Durée d'incubation en semaines	Sol faiblement ferrallitique DR	Sols d'argile noire tropicale	
			TH	PT
<i>Méthodes directes</i>				
Respirométrie	1	5,0	5,1	—
Respirométrie	2	5,2	5,2	—
Numération des Bactéries	1	4,9	4,9	5,0
Numération des Champignons ...	1	5,5	5,2	5,3
Disparition de l'amidon	4	5,2	5,1	5,0
<i>Méthodes indirectes</i>				
Immobilisation de l'azote minéral.	2	4,7	5,3	—
Variations du pH	1	4,8	5,2	4,7

2. — Seuils de démarrage de l'amylolyse déterminés par la méthode de numération

Pour déterminer les seuils de prolifération de la microflore amylyotique, la gamme d'échantillons de sol portés à des pF décroissant de 5,7 environ (état sec à l'air) à 4,2 environ a été enrichie en amidon suivant la formule écrite au paragraphe A ci-dessus. Après une semaine d'incubation, les échantillons ainsi traités ont subi une numération réalisée à partir de suspensions-dilutions, dont la première a porté sur la totalité de chacun d'entre eux, immédiatement à la sortie de l'étuve, c'est-à-dire *sans aucun dessèchement préalable*. On a, en effet, vérifié que, si le dessèchement est sans inconvénient grave dans le cas des numérations d'*Azotobacter* ou même de germes cellulolytiques, il est inadmissible dans la plupart des autres cas, car il entraîne une diminution considérable de la densité des microorganismes vivants. La numération a été faite sur le *sodium albumenate agar* de WAKSMAN (64, 107), les lectures ayant lieu le cinquième jour. On a dénombré ainsi les microorganismes à croissance rapide intervenant dans la dégradation de l'amidon. Il s'agit essentiellement de Bactéries et d'Actinomycètes. Ici encore, les expériences n'ont porté que sur un nombre limité de sols choisis pour la diversité de leurs caractéristiques biologiques. Il ressort du tableau 29 que les seuils de prolifération de la microflore bactérienne totale se situent entre les pF 4,9 et 5,0.

On verra que, par la suite, il s'est avéré nécessaire de compléter les numérations de Bactéries par des numérations de Champignons. Ces dernières ont mis en évidence des seuils de prolifération compris entre 5,2 et 5,5 (tableau 40). L'interprétation de ces résultats sera donnée au chapitre VIII.

3. — *Seuils de démarrage de l'amylolyse déterminés
par la méthode indirecte d'immobilisation de l'azote minéral*

Cette méthode qu'on examinera ultérieurement en détail, consiste à étudier l'immobilisation de l'azote minéral du sol par différentes substances hydrocarbonées dont l'amidon. Appliquée au sol d'argile noire TH, elle met en évidence, pour une incubation de deux semaines, une valeur du seuil égale à 5,3 ; le sol DR qui n'est pas doté d'une microflore à croissance aussi rapide, est caractérisé par un seuil nettement plus bas : 4,7 (tableau 29).

4. — *Seuils de disparition de l'amidon*

L'enrichissement utilisé est toujours celui qui a été décrit au paragraphe A ci-dessus. La durée d'incubation a été déterminée, compte tenu des résultats d'une expérience préliminaire synthétisée par la figure 3, d'où il résulte que la courbe de disparition complète de l'amidon devient nettement asymptotique dès la quatrième semaine, même pour des sols biologiquement peu actifs du type DR.

TABLEAU 30
Seuils de disparition de l'amidon en quatre semaines

Type de sol	Référence	H %	pH
Sol brun subaride	BB	3,8	5,0
	BR	0,7	5,0
Sol ferrugineux tropical non ou peu lessivé	TV	0,9	5,1
	DIOR	0,9	4,7
Sol ferrugineux tropical lessivé	DII	1,1	5,1
	SOR-10	1,4	4,9
Sol ferrallitique	DR	0,8	5,2
	SF	2,2	4,9
	KA	11,7	4,6
Sol d'argile noire	TH	7,5	5,1
	PT	5,4	5,0
	PT-61	5,6	5,2
	BAN	6,4	5,0
Sol hydromorphe typique	KB	8,8	4,7
	SOR-130	3,5	5,0

Les déterminations effectuées sur quinze sols appartenant à six types pédologiques différents, montrent que *les seuils de disparition de l'amidon sont stabilisés autour du pH 5,0* avec pour valeurs extrêmes 4,6 et 5,2 (tableau 30). Bien que la dispersion des résultats soit plus élevée que dans le cas de la glucolyse (tableau 27), on peut considérer que le niveau du seuil de disparition de l'amidon à 4 semaines est peu sensible au type de sol.

5. — *Variations du pH au cours des processus d'amylolyse*

L'expérience montre que les processus d'amylolyse dans le sol entraînent une élévation souvent importante du pH. On pourrait songer à utiliser ce phénomène pour

déterminer un seuil d'amylolyse. Mais les valeurs apparaissent comme plus dispersées que celles obtenues par la méthode directe (tableau 29).

6. — *Comparaison des différentes méthodes de détermination des seuils d'amylolyse dans le sol*

Bien que cette comparaison n'ait porté que sur trois sols (tableau 29), on peut estimer qu'il existe une concordance assez satisfaisante entre les méthodes respirométrique et de numération. Les méthodes indirectes basées sur les phénomènes d'immobilisation et les variations du pH semblent être moins sûres.

7. — *Besoins minima en eau de la microflore amylolytique*

On a vu que les différentes méthodes concouraient à démontrer que le seuil de l'amylolyse est situé aux environs du pF 5,0.

L'amidon se rencontrant très fréquemment, et souvent en abondance, dans les résidus végétaux, on doit admettre que, dans un sol en place, la dégradation de ces résidus peut encore se poursuivre jusqu'à une humidité très faible correspondant approximativement au pF 5,0.

D. — DÉGRADATION DE LA CELLULOSE

La cellulose constitue la source majeure de carbone dans le sol et sa dégradation est incontestablement « l'un des phénomènes les plus importants de l'agronomie et de la vie du sol en général » (99). De même que pour la mesure des seuils de démarrage de glucolyse et d'amylolyse, on a adopté ici des durées d'incubation d'une et deux semaines. Mais les valeurs déterminées après l'incubation courte (une semaine) n'ont été données qu'à titre indicatif, car elles correspondent à des seuils non encore suffisamment stabilisés (chapitre I, par. F). Par contre, les valeurs relatives à l'incubation de deux semaines doivent être considérées comme les valeurs de référence.

1. — *Seuils de démarrage de la cellulolyse déterminés par la méthode respirométrique*

L'enrichissement en cellulose et sels minéraux a déjà été décrit au paragraphe A ci-dessus. La technique expérimentale a été exactement celle qu'on a utilisée pour l'amidon, la durée d'incubation ayant été également fixée à une et deux semaines.

Les seuils de démarrage de la cellulolyse ainsi déterminés se situent, dans le cas du sol DR, à un pF compris entre 4,0 et 2,7 pour l'incubation d'une semaine, et au pF 4,2 pour deux semaines. Dans le cas du sol TH, caractérisé par une cellulolyse plus active, ces seuils sont décalés vers les pF relativement plus élevés, puisqu'ils sont respectivement de 4,3 et 4,5 (tableau 31).

2. — *Seuils de démarrage de la cellulolyse déterminés par la méthode de numération*

La technique adoptée a été basée sur le même principe que celle décrite au chapitre II pour la détermination du seuil de prolifération des *Azotobacter*. Cette technique a consisté à préparer des gammes d'échantillons de sol à des pF décroissant de

5,7 environ (sol sec à l'air) à 4,0. Ces échantillons ont été ensuite enrichis en poudre de cellulose et en sels minéraux, suivant la formule décrite au paragraphe A ci-dessus, puis mis à l'incubation pendant deux semaines.

Les microcolonies de germes cellulolytiques ont été dénombrées, après séchage, sur plaques de silico-gelensemencées par saupoudrage (33).

Les seuils ainsi déterminés pour les trois sols DR, TH, PT, sont respectivement 4,5-4,5-4,4 (tableau 31).

TABLEAU 31

Détermination des seuils de cellulolyse par quatre méthodes différentes.

Méthodes	Durée d'incubation en semaines	Sol faiblement ferrallitique DR	Sols d'argile noire tropicale	
			TH	PT
Respirométrie	1	2,7 < S < 4,0	4,3	—
Respirométrie	2	4,2	4,5	—
Numération	2	4,5	4,5	4,4
Papier-filtre	1	4,3	4,5	4,3
Papier-filtre	2	4,5	4,5	4,5
Immobilisation de l'azote minéral ..	2	4,2	4,5	—

3. — *Seuils de démarrage de la cellulolyse déterminés par la méthode du papier filtre*

a) *Technique expérimentale :*

Les échantillons de sol humidifiés ont été mis en contact avec des disques de papier-filtre convenablement imprégnés de substances minérales, placés dans le fond de fioles de Fourneau. On a observé, après une et deux semaines d'incubation, à travers le fond de chaque fiole, l'apparition des colonies de germes cellulolytiques sur le papier-filtre et l'on a fait le dosage de l'humidité sur les échantillons de sol les moins humides où il y a eu développement de colonies visibles à l'œil nu.

b) *Résultats :*

Il ressort du tableau 32, qui groupe les résultats relatifs à quinze sols différents, que le *seuil d'apparition de la cellulolyse se situe aux environs du pF 4,3 pour l'incubation d'une semaine et aux environs de pF 4,5 pour l'incubation de deux semaines*. Les résultats sont bien groupés autour de ces valeurs moyennes, surtout dans le cas de l'incubation de deux semaines. On peut donc admettre que ce dernier test est pratiquement indépendant du type de sol.

4. — *Seuils de démarrage de la cellulolyse déterminés par la méthode indirecte*

La méthode indirecte dont le principe a été brièvement exposé au paragraphe ci-dessus pour l'amyolyse, est applicable à l'étude de la cellulolyse. Pour les sols D et TH, elle a mis en évidence des seuils ayant respectivement pour valeur 4,2 et 4,5.

Les quatre méthodes de détermination du seuil concordent de façon satisfaisante notamment dans le cas des argiles noires tropicales (tableau 31). De ces mesures, on peut déduire que *la cellulolyse est caractérisée par un seuil situé généralement entre les*

TABLEAU 32

*Seuils d'apparition des colonies cellulolytiques
après une et deux semaines d'incubation.*

Type de sol	Référence	Incubation d'une semaine		Incubation de deux semaines	
		H %	pF	H %	pF
Sol brun subaride	BB	4,9	4,5	4,7	4,6
	BR	4,1	4,4	4,0	4,5
Sol ferrugineux tropical non ou peu lessivé	TV	4,5	4,3	4,4	4,5
	DIOR	4,5	3,5	4,2	4,1
Sol ferrugineux tropical lessivé	DH	4,8	4,2	4,7	4,4
	SOR-10	2,4	4,3	2,3	4,5
Sol ferrallitique	DR	4,6	4,3	4,4	4,5
	SF	3,9	4,2	3,6	4,4
	KA	12,6	4,5	12,0	4,6
Sol d'argile noire	TH	10,2	4,5	10,0	4,5
	PT	7,4	4,3	6,8	4,5
	PT-61	8,4	4,5	7,8	4,6
	BAN	9,6	4,2	8,4	4,5
Sol hydromorphe typique	KB	10,6	4,4	10,3	4,5
	SOR-130	5,2	4,4	4,8	4,5

pF 4,2 et 4,5. Les germes cellulolytiques constituent donc un groupement dont les exigences en eau sont très voisines, tout en étant légèrement inférieures, à celles des végétaux supérieurs.

E. — DÉGRADATION DE LA CARBOXYMÉTHYLCELLULOSE

Les carboxyméthylcelluloses appartiennent à la classe des éthers de la cellulose. La formule de ces corps est la suivante :



dans laquelle le rapport m/n représente le degré de substitution qui peut être modifié assez facilement.

La dégradation des carboxyméthylcelluloses dans le sol est d'autant plus rapide que leur degré de substitution est plus faible (99). Aussi, a-t-on fait appel à une carboxyméthylcellulose à degré de substitution assez faible (0,7) : il s'agit du produit vendu sous le nom commercial de Blanose R 190 dont la teneur en matière active est de 92 p. 100 ⁽¹⁾.

⁽¹⁾Ces caractéristiques nous ont été aimablement communiquées par les Établissements Novacel à Paris qui fabriquent ce produit.

Pour les raisons déjà exposées au paragraphe précédent, les valeurs des seuils correspondant à l'incubation d'une semaine n'ont été données qu'à titre indicatif.

1. — *Seuils de démarrage de la carboxyméthylcellulolyse déterminés par la méthode respirométrique*

a) *Technique expérimentale.*

L'enrichissement en carboxyméthylcellulose et en sels minéraux a été effectuée aux doses suivantes exprimées en mg pour 100 g de sol :

Carboxyméthylcellulose de sodium (Blanose R 190)	500 mg
Nitrate de potassium	75 mg
Mélange minéral SI	15 mg
Carbonate de calcium précipité	100 mg

ce qui correspond à un apport de 0,5 p. 100 de carboxyméthylcellulose et à un rapport C/N de 20.

Le dosage du CO₂ dégagé a été effectué suivant la technique décrite au paragraphe A ci-dessus.

b) *Résultats.*

Dans le cas du sol DR, le seuil de démarrage de la carboxyméthylcellulolyse ainsi déterminé se situe à un pF inférieur à 2,7 pour l'incubation d'une semaine, et à un pF compris entre 4,0 et 2,7 pour l'incubation de deux semaines. Dans le cas du sol TH, le premier seuil est compris entre 3,7 et 2,7 et le deuxième est de 3,7 (tableau 26).

2. — *Seuils de démarrage de la carboxyméthylcellulolyse déterminés par la méthode de numération*

a) *Technique expérimentale.*

L'enrichissement des échantillons de sol est le même que celui qui a été décrit ci-dessus, mais l'apport de carbonate de calcium a été multiplié par 10, car des expériences préliminaires avaient mis en évidence l'influence favorable de doses de carbonate de calcium de l'ordre de 1 p. 100 sur la densité des microorganismes responsables de la carboxyméthylcellulolyse. La numération a été effectuée suivant la technique décrite au paragraphe C ci-dessus pour l'amylolyse, mais en utilisant un milieu à base de carboxyméthylcellulose tel qu'on l'a décrit récemment (38). Les comptages ont été effectués au bout d'une, deux et trois semaines.

b) *Résultats.*

Les seuils déterminés pour deux sols d'argile noire correspondent à des humidités très élevées.

Dans le cas du sol BAN, on n'a pu mettre en évidence un seuil significatif que pour les germes à croissance lente (trois semaines), ce seuil s'établissant aux environs du pF 3,7.

En ce qui concerne le sol TH, on a constaté qu'aux pF supérieurs à 2,7, il n'existe pas de seuil pour les germes à croissance rapide (une semaine). Par contre,

on a pu déterminer le niveau des seuils intéressant les microorganismes à croissance intermédiaire (2 semaines) et lente (3 semaines) qui sont respectivement de 3,9 et de 3,7.

Ces deux expériences permettent de conclure que, dans les argiles noires tropicales, la carboxyméthylcellulolyse est le fait de microorganismes à croissance lente ou assez lente et très nettement hygrophiles, puisque leurs seuils se situent au voisinage des pF 3,7 et 3,9.

F. — DÉGRADATION DU CARBONE ORGANIQUE PRÉEXISTANT NATURELLEMENT DANS LE SOL

Les protocoles expérimentaux appliqués ici ne diffèrent des précédents que par le fait que les échantillons de sol n'ont reçu aucun apport de substances énergétiques, ni de sels minéraux.

La technique de mesure du dégagement de CO_2 est celle qui a été décrite au paragraphe A ci-dessus. Les seuils ainsi déterminés s'échelonnent entre les pF 4,3 et 5,2 pour les 10 sols étudiés qui appartiennent à 5 types pédologiques différents (tableau 33). La dispersion des résultats, bien que moins importante que celle qui caractérise la minéralisation de l'azote dans les sols non enrichis, s'explique également par la diversité des caractéristiques chimiques et biologiques des types pédologiques.

Il est possible de distinguer :

a) *des sols à seuil de minéralisation du carbone élevé* (compris entre 4,2 et 4,9).
Ce sont :

- les sols ferrugineux tropicaux non ou peu lessivés TV et DIOR ;
- le sol ferrallitique DR qui, par beaucoup de caractères biologiques, se rapproche des sols ferrugineux tropicaux non ou peu lessivés TV et DIOR.

TABLEAU 33

Seuils de minéralisation du carbone organique déterminés par la méthode respirométrique dans des échantillons de sol non enrichis.

Type de sol	Référence	Seuil
Sol ferrugineux tropical non ou peu lessivé	TV	4,3
	DIOR	4,6
Sol ferrugineux tropical lessivé	DH	5,2
	SOR-10	5,1
Sol ferrallitique	DR	4,8
	SF	5,2
	KA	4,9
Sol d'argile noire tropicale	TH	5,2
	BAN	4,9
Sol hydromorphe typique	SOR-130	5,0

b) *des sols à seuil de minéralisation du carbone très élevé* (égal ou supérieur à 4,9).
Ce sont :

- les sols ferrugineux tropicaux lessivés DH et SOR-10 ;

- les sols d'argile noire tropicale TH et BAN ;
- le sol hydromorphe typique SOR-130.

Alors qu'on avait défini, pour le cycle de l'azote, des sols à azote organique hygrominéralisable et des sols à azote organique xérominéralisable, on distingue ici :

- a) *des sols à carbone organique xérominéralisable ;*
- b) *des sols à carbone organique hyperxérominéralisable.*

G. — COMPARAISON DES SEUILS DE DÉGRADATION DE DIFFÉRENTES SUBSTANCES HYDROCARBONÉES DANS LE SOL

Il résulte des expériences décrites ci-dessus que les seuils de dégradation dans le sol des différentes substances hydrocarbonées essayées ici se classent dans l'ordre suivant :

	pF	Tension en atmosphères
a) Seuils de dégradation du glucose	5,0-5,5	100-316
b) Seuils de dégradation de l'amidon	4,6-5,2	40-158
c) Seuils de dégradation du carbone organique hyper- xérominéralisable	4,9-5,2	79-158
d) Seuils de dégradation du carbone organique xéro- minéralisable	4,3-4,9	20-79
e) Seuils de dégradation de la cellulose	4,2-4,5	16-30
f) Seuils de dégradation de la carboxyméthylcellu- lose	< 4,0	< 10

CHAPITRE V

CYCLE DU SOUFRE

Dans le sol, les transformations des composés soufrés sont, pour une grande part, le fait des microorganismes. Certains dégradent les composés soufrés organiques, libérant le soufre sous forme inorganique. D'autres oxydent ou réduisent les composés soufrés inorganiques (66, 112, 113). Sans nous préoccuper des étapes intermédiaires et complexes entre ces différentes formes du soufre, nous examinerons seulement ici les produits finaux des réactions biologiques. C'est en se basant uniquement sur la forme du soufre s'accumulant ainsi dans le sol que nous distinguerons les deux fonctions : sulfoxydation et sulfhydrisation.

Par sulfoxydation, nous entendons la transformation à l'état de sulfates du soufre minéral ou du soufre organique.

Par sulfhydrisation, nous entendons la transformation à l'état de sulfures du soufre minéral ou du soufre organique.

Les produits d'enrichissement utilisés ici ont été, en ce qui concerne le soufre minéral : le soufre sublimé ; en ce qui concerne le soufre organique : la l-cystine.

Le soufre peut, en pratique agricole, être apporté au sol sous forme de soufre élémentaire. Il y est relativement vite oxydé par un grand nombre de microorganismes (113). En ce qui concerne la l-cystine, elle a été utilisée au laboratoire par différents chercheurs dont STARKEY (113), FREDERICK et coll. (48), de BARJAC (7). On observe alors une décomposition rapide aboutissant au terme sulfate.

Les méthodes de détermination des seuils ont été basées sur l'emploi de tests semi-quantitatifs destinés à mettre en évidence l'apparition de sulfates ou de sulfures et sur l'emploi de numérations microbiennes. Parallèlement à ces méthodes directes, on a utilisé accessoirement deux méthodes indirectes basées sur les variations de pH et de conductivité.

A. — APERÇU DE LA CINÉTIQUE DES PROCESSUS DE SULFOXYDATION ET DE SULFHYDRISATION DANS LE SOL

1. — Cinétique de la sulfoxydation

La sulfoxydation, comme la nitrification, est un phénomène relativement lent puisqu'il demande, pour se manifester avec netteté aux humidités élevées, un délai de l'ordre de trois semaines. Aux pF supérieurs à 4,2, on n'observe un démarrage significatif de la sulfoxydation qu'à partir de la quatrième semaine. Il a été, en conséquence, nécessaire d'adopter pour l'étude de la sulfoxydation une durée plus longue que dans le cas des autres processus. Il a semblé prudent de la fixer à six semaines pour tous les protocoles expérimentaux.

2. — Cinétique de la sulphydrisation

La sulphydrisation est un phénomène beaucoup plus rapide que la sulfoxydation. C'est ce qui découle de l'examen du tableau 34 mettant en relief une apparition des sulfures plus précoce que celle des sulfates.

TABLEAU 34

Détermination du temps d'incubation nécessaire à l'apparition des sulfates et des sulfures dans un sol ferrugineux tropical lessivé (DH-S) maintenu au pH 4,2 avec et sans apport d'azide de sodium.

Traitement du sol	Apparition des sulfates après une incubation de :				Apparition des sulfures après une incubation de :			
	semaines				semaines			
	0	2	3	4	0	2	4	6
Témoin non enrichi	0	0	0	0	0	0	0	0
Apport de soufre sublimé (0,20 %) ...	0	+	++	+++	0	+++	+++	+++
Apport de soufre sublimé (0,20 %) et d'azide de sodium (0,20 %)	0	0	0	0	0	0	0	0
Apport de l-cystine (0,37 %)	0	0	+++	+++	0	+++	+++	+++
Apport de l-cystine (0,37 %) et d'azide de sodium (0,20 %)	0	0	0	0	0	++	++	++

Une incubation de deux semaines pourrait donc suffire pour l'étude expérimentale de la sulphydrisation aux faibles humidités. Toutefois, pour réduire les manipulations, les mesures des seuils de sulphydrisation ont été jumelées avec les mesures des seuils de sulfoxydation. Le temps d'incubation a donc été le même dans les deux cas, soit six semaines. Cette durée d'incubation n'a pas semblé présenter d'inconvénient pour la mise en évidence des seuils de sulphydrisation.

B. — SULFOXYDATION DU SOUFRE ÉLÉMENTAIRE ET DE LA CYSTINE

I. — Nature biologique du phénomène de sulfoxydation aux faibles humidités

La nature biologique de la sulfoxydation est bien connue. Nous avons toutefois tenu à vérifier si, dans les conditions expérimentales où nous nous étions placé, le phénomène était bien dû à des germes vivants. Une première expérience portant sur un sol d'argile noire tropicale (PT-61) a montré qu'un antiseptique (toluène) apporté à la dose de 2 p. 100 empêche effectivement la formation de sulfates dans un sol enrichi préalablement en soufre sublimé. Il en est de même si, au lieu d'un antiseptique, on effectue une stérilisation à l'autoclave. Une stérilisation à température peu élevée (110°C) suffit d'ailleurs car les germes sulfoxydants sont très fragiles. Cette observation est à rapprocher de celle de STARKEY : cet auteur a en effet remarqué que la sécheresse seule suffit à entraîner la mort du *Thiobacillus thiooxidans* dans le sol (112). Une autre expérience a permis de contrôler l'effet inhibiteur de l'azide de sodium

sur la sulfoxydation (tableau 34). Une dernière preuve de la nature biologique de la sulfoxydation réside dans le fait qu'on a pu observer parallèlement à l'augmentation de la teneur du sol en sulfates, un accroissement considérable de la densité des micro-organismes sulfoxydants.

2. — Techniques d'enrichissement

a) Enrichissement en soufre élémentaire.

Pour le soufre élémentaire, on a adopté le dose d'enrichissement de 0,2 p. 100, préconisée par MOSER et OLSON dans des expériences du même type, ou une dose deux fois plus faible (92).

De même que la nitrification, la sulfoxydation n'est vraiment active que si l'on procède à un enrichissement complémentaire en carbonate de calcium à la dose de 1 p. 100 (tableau 10). L'inhibition de certains microorganismes sulfoxydants dans les sols dépourvus de carbonate de calcium est bien connue. Elle a été signalée en particulier par WIKLANDER et HART (54). Mais elle n'a pas encore reçu d'explication satisfaisante. Quoi qu'il en soit, on a procédé à l'adjonction systématique de carbonate de calcium dans tous les essais.

Lorsqu'on a fait appel aux méthodes directes, l'enrichissement a été effectué aux doses suivantes exprimées en mg par 100 g de sol :

Soufre sublimé	100 mg
Mélange minéral SO	3 mg
Nitrate d'ammonium	20 mg
Carbonate de calcium précipité	1 000 mg

ce qui correspond à un apport de 0,1 p. 100 de soufre élémentaire et de 1 p. 100 de carbonate de calcium. Le mélange minéral SO ne diffère du mélange minéral SI, décrit au chapitre I paragraphe D, que par l'absence de soufre.

Lorsqu'on a fait appel aux méthodes indirectes, basées sur les variations du pH ou de la conductivité, l'enrichissement a été effectué uniquement avec du soufre sublimé apporté à la dose de 0,2 p. 100.

b) Enrichissement en l-cystine.

Nous avons remarqué que la dose de 0,374 p. 100 de l-cystine, correspondant à un apport de soufre de 0,1 p. 100, donnait des résultats très satisfaisants. Cette dose est un peu plus élevée que celle utilisée par FRÉDERICK et coll., dans leur étude sur la dégradation de composés organiques soufrés dans le sol (48). Ces auteurs n'ont, en effet, apporté que 0,267 p. 100 de l-cystine ; mais l'ordre de grandeur est le même.

L'enrichissement a été effectué aux doses suivantes exprimées en mg pour 100 g de sol :

l-cystine	374 mg
Mélange minéral SO	3 mg
Carbonate de calcium précipité	1 000 mg

ce qui correspond à un apport de 0,1 p. 100 de soufre organique et de 1 p. 100 de carbonate de calcium.

3. — Techniques de mesure de l'activité sulfoxydante du sol

Pour suivre l'évolution des phénomènes de sulfoxydation, on a utilisé quatre méthodes dont deux méthodes directes (dosage semi-quantitatif des sulfates et numération des germes sulfoxydants) et deux méthodes indirectes (mesure des variations du pH et de la conductivité).

a) Dosage semi-quantitatif des sulfates.

Ce dosage, inspiré de la méthode MORGAN, consiste à détecter les sulfates du sol dans un extrait aqueux au 1/5 (74). La réaction classique au chlorure de baryum permet de classer les sols suivant leur teneur en sulfates. On a distingué les quatre niveaux suivants :

- o absence de sulfates ;
- + présence de sulfates en faible quantité ;
- + + présence de sulfates en quantité moyenne ;
- + + + présence de sulfates en grande abondance.

Ce test est peu sensible puisqu'il ne permet de déceler que les sulfates présents à des doses supérieures à 20 p.p.m. exprimées en S. On n'a jamais mis en évidence, par cette méthode, la présence de sulfates dans les échantillons étudiés ici, lorsque ceux-ci n'avaient reçu aucun enrichissement préalable.

On a admis arbitrairement qu'il y avait augmentation significative de la teneur du sol en sulfates dès que le test indiquait leur présence en quantité égale ou supérieure à celle qui vient d'être qualifiée de moyenne, ce qui correspond approximativement à 50 p.p.m. de sulfates exprimés en S.

b) Numération des microorganismes sulfoxydants.

La numération des microorganismes sulfoxydants a été faite sur un milieu liquide dérivé de celui que STARKEY a mis au point pour le *Thiobacillus thiooxidans* (1). Après inoculation, les tubes ont été mis en incubation pendant trois semaines en position inclinée, comme le conseille HART (54).

c) Variations du pH.

L'oxydation du soufre (apporté seul à la dose de 0,2 p. 100) entraîne une baisse du pH qu'il est facile de mesurer. Malheureusement cette méthode n'est pas applicable à tous les sols.

(1) Formule du milieu liquide utilisé pour la numération des microorganismes sulfoxydants :

Nitrate d'ammonium	2 g
Carbonate de calcium	5 g
Soufre sublimé.....	10 g
Solution minérale OS2.....	30 ml
Eau distillée q.s.p.	1 000 ml

composition de la solution minérale OS2 :

Phosphate monopotassique	10,000 g
Phosphate disodique	3,000 g
Chlorure de magnésium	1,000 g
Chlorure de manganèse	0,020 g
Molybdate de sodium	0,001 g
Chlorure ferrique en solution (densité1,26)	0,4 ml
Eau distillée q.s.p.	1 000 ml

d) *Variations de la conductivité*

L'oxydation du soufre (apporté seul à la dose de 0,2 p. 100) a pour effet d'accroître la concentration du sol en électrolytes (sulfates), d'où une augmentation de la conductivité que l'on mesure, sur extrait aqueux au 1/5, suivant la technique classique du laboratoire de Riverside (116).

4. — *Résultats*a) *Seuils de sulfoxydation du soufre élémentaire.*

Le tableau 35 montre que ces seuils, déterminés pour 14 sols par le test semi-quantitatif d'apparition des sulfates, sont relativement bien stabilisés autour du pF moyen 4,7, avec pour valeurs extrêmes 4,4 et 5,1.

TABLEAU 35

Seuils de sulfoxydation et de sulfhydrisation.

Type de sol	Référence	Sulfoxydation		Sulfhydrisation	
		Soufre élémentaire	<i>l</i> -cystine	Soufre élémentaire	<i>l</i> -cystine
Sol brun subaride	BB	4,4	4,6	4,7	5,6
	BR	4,6	4,5	5,0	5,0
Sol ferrugineux tropical non ou peu lessivé	TV	4,5	4,8	4,8	5,5
	DIOR	4,5	4,5	4,4	5,0
Sol ferrugineux tropical lessivé	DH	4,8	5,0	4,8	5,5
	SOR-10	4,6	—	4,7	4,9
Sol ferrallitique	DR	4,6	4,7	4,7	4,9
	SF	4,9	—	4,8	—
	KA	5,0	—	4,6	—
Sol d'argile noire	TH	4,9	4,8	5,1	5,1
	PT	4,5	4,9	4,9	5,1
	BAN	5,1	5,0	5,1	5,3
Sol hydromorphe typique	KB	5,0	—	4,9	—
	SOR-130	5,1	—	5,0	—

Les méthodes indirectes, basées sur les variations du pH et de conductivité, donnent des résultats en général plus faibles, la concordance n'étant vraiment satisfaisante que pour les sols d'argile noire (tableau 36 et figure 17).

b) *Seuils de sulfoxydation de la l-cystine.*

Les seuils de sulfoxydation de la *l*-cystine, déterminés par le test semi-quantitatif d'apparition des sulfates, sont stabilisés, comme dans le cas du soufre, autour du pF moyen 4,7, avec pour valeurs extrêmes 4,5 et 5,0 (tableau 35).

La méthode de numération donne des résultats plus faibles, mais cependant très nettement supérieurs au pF 4,2, sauf dans le cas du sol DR. qui semble être caractérisé par une microflore sulfoxydante nettement moins active et moins xéro-

phile que celles des autres sols étudiés ici (tableau 36). L'explication du décalage, entre les valeurs des seuils déterminés par la méthode de numération et par le test des sulfates, réside d'une part dans le fait que l'erreur expérimentale est considérable,

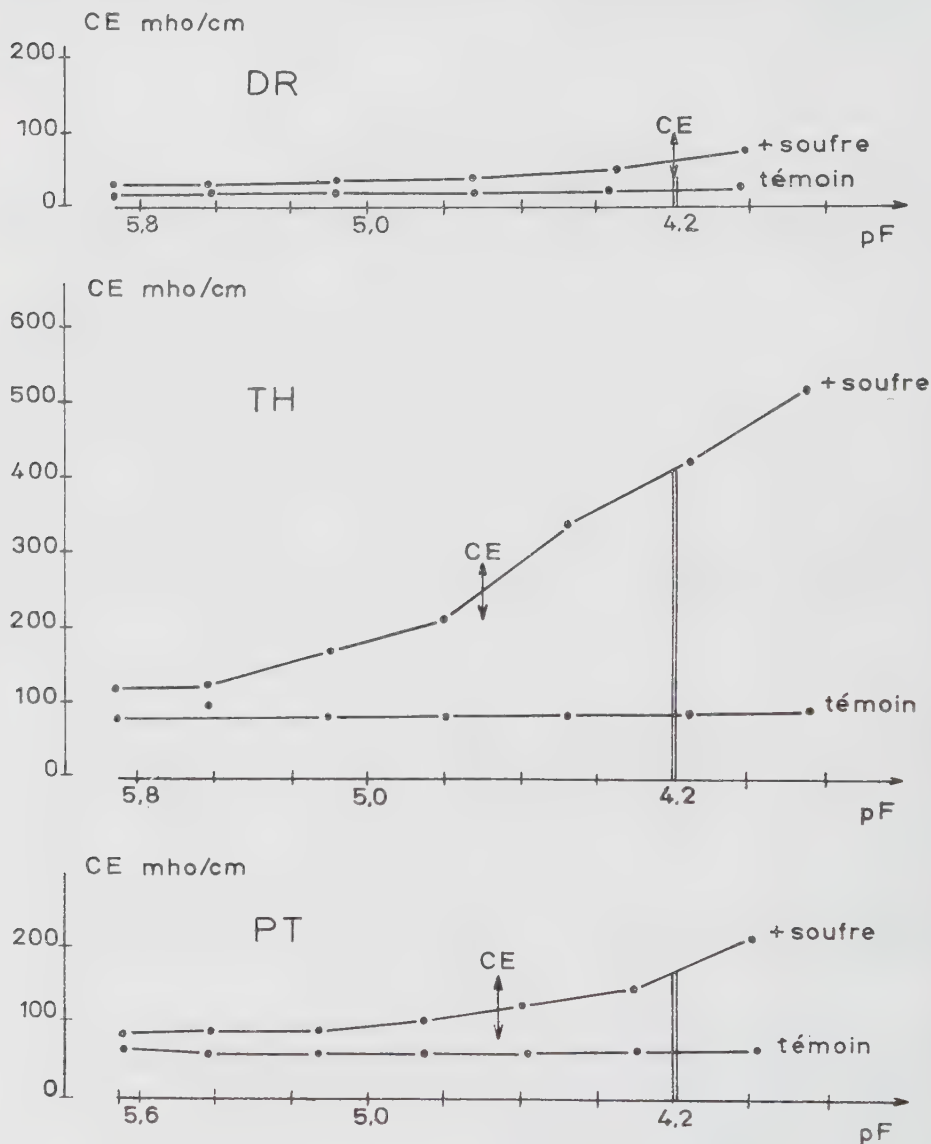


FIG. 17. — Influence du pF sur l'évolution de la conductivité électrique du sol résultant du développement des processus de sulfoxydation. Les lettres CE indiquent l'emplacement des seuils de variation de conductivité électrique. De haut en bas : sol faiblement ferrallitique DR et sols d'argile noire tropicale TH et PT.

dans le cas des numérations de germes sulfoxydants, d'autre part, dans le fait, caractéristique de toutes les techniques de numération, que le réveil de l'activité physiologique précède la prolifération microbienne.

Les méthodes indirectes n'ont pas été appliquées dans le cas de la sulfoxydation de la l-cystine.

TABLEAU 36

Comparaison de différentes méthodes de détermination du seuil de sulfoxydation.

Type de sol	Référence	Méthodes directes			Méthodes indirectes	
		Dosage sulfates		Numérat.	pH	Conduct.
		Soufre élém.	l-cystine	l-cystine	Soufre élém.	Soufre élém.
Sol ferrugineux tropical non lessivé	DIOR	4,5	4,5	—	4,6	4,7
Sol ferrallitique	DR	4,6	4,7	4,1	4,5	4,2
	KA	5,0	—	—	—	—
Sol d'argile noire tropicale	TH	4,9	4,8	4,5	4,6	4,7
	PT	4,6	4,9	—	4,5	4,7
	BAN-61	5,1	5,0	4,4	—	—

C. — SULPHYDRISATION DU SOUFRE ÉLÉMENTAIRE ET DE LA CYSTINE

I. — *Technique expérimentale*

Les enrichissements ont déjà été décrits au paragraphe B, ci-dessus. En ce qui concerne les techniques de mesure de l'activité sulphydrisante du sol, on a utilisé uniquement les deux méthodes directes suivantes : dosage semi-quantitatif des sulfures et numération des germes sulphydrisants.

a) *Dosage semi-quantitatif des sulfures.*

Ce dosage a été effectué suivant la technique de NECKERS et WALKER (93), qui permet de classer les sols suivant leur teneur en sulfures. On a distingué, comme pour les sulfates, quatre niveaux :

- o absence de sulfures ;
- + présence de sulfures en faible quantité ;
- ++ présence de sulfures en quantité moyenne ;
- +++ présence de sulfures en grande abondance.

Ce test est un peu plus sensible que celui des sulfates, puisqu'il permet de déceler des teneurs de l'ordre de 10 p.p.m. de sulfures, teneurs exprimées en S. On n'a jamais mis en évidence, par cette méthode, la présence de sulfures dans les échantillons de sol étudiés ici, lorsque ceux-ci n'avaient reçu aucun enrichissement préalable.

On a admis arbitrairement qu'il y avait augmentation significative de la teneur du sol en sulfures, dès que le test indiquait leur présence en quantité égale ou supérieure à celle qui correspond à la qualification « grande abondance » dans l'échelle adoptée ici. Ce seuil est approximativement de 50 p.p.m. de sulfures exprimés en S.

b) *Numération des microorganismes sulfhydrisants.*

La numération des microorganismes sulfhydrisants a été faite sur un milieu liquide dont la formule est inspirée de celui de POCHON et de BARJAC (7) mais présente l'avantage, sur celui-ci, de ne nécessiter aucune désaération préalable des tubes. On ne reviendra pas ici sur sa composition qui a été publiée récemment (38).

Les lectures aux cinquième, huitième et vingt et unième jours ont permis de dénombrer séparément les microorganismes présentant des vitesses de croissance différentes.

2. — Résultats

a) *Seuils de sulfhydrisation du soufre élémentaire.*

Le tableau 35 montre que ces seuils, déterminés pour 14 sols par le test semi-quantitatif d'apparition des sulfures, sont bien stabilisés autour du pF moyen 4,8, avec pour valeurs extrêmes 4,7 et 5,1.

b) *Seuils de sulfhydrisation de la l-cystine.*

Les seuils de sulfhydrisation de la l-cystine, déterminés par le test semi-quantitatif d'apparition des sulfures, sont sensiblement plus élevés que ceux qui caractérisent le soufre élémentaire. Ils sont en moyenne de 5,2 avec pour valeurs extrêmes 4,9 et 5,6, soit près de 4/10 d'unité pF de plus (tableau 35).

Les résultats donnés par la méthode de numération ne concordent absolument pas avec les résultats obtenus par le test d'apparition des sulfures. En effet, pour les trois sols soumis à cette analyse, les seuils observés ont tous été très inférieurs au pF 4,0, qu'il s'agisse de microorganismes à croissance lente ou rapide. Cette non-concordance entre les résultats des deux méthodes s'explique par le fait que le milieu de numération utilisé ici convient au développement de germes semi-anaérobies ou anaérobies ne proliférant dans les sols que pendant les phases d'hydromorphie; mais il ne permet pas le développement des microorganismes responsables de la sulfhydrisation aux faibles humidités

D. — COMPARAISON DES SEUILS DE SULFOXYDATION ET DE SULFHYDRISATION

Les seuils de sulfoxydation se situent au voisinage du pF 4,7, qu'il s'agisse de la sulfoxydation du soufre élémentaire (soufre sublimé) ou du soufre organique l-cystine.

Les seuils de sulfhydrisation du soufre élémentaire se situent sensiblement au même pF, soit 4,8. Par contre, les seuils de sulfhydrisation du soufre organique sont nettement décalés vers les faibles humidités puisqu'ils sont en moyenne de 5,2 et atteignent même exceptionnellement 5,6 (sol BB).

Ce décalage s'expliquerait par le fait que la sulfhydrisation du soufre élémentaire devrait être précédée obligatoirement par sa sulfoxydation qui réglerait donc le niveau du seuil, tandis que, dans le cas du soufre organique, la sulfhydrisation précéderait la sulfoxydation. Cette hypothèse a été confirmée par une expérience basée sur l'effet inhibiteur de l'azide de sodium sur la sulfoxydation (tableau 34). Dans les échantillons enrichis en soufre élémentaire, si la sulfoxydation n'est pas inhibée par l'azide de sodium la sulfhydrisation se manifeste très nettement; par contre, en présence d'azide de sodium, il n'y a pas sulfhydrisation. Dans les échantillons enrichis en soufre organique

(l-cystine) l'apport d'azide de sodium n'inhibe pas la sulphydrisation car la cystine peut se dégrader directement sous forme de sulfures sans passer par le stade sulfates.

La sulfoxydation qui, pour le cycle du soufre, est l'homologue de la nitrification pour le cycle de l'azote, apparaît donc à des pF bien supérieurs à ceux qui caractérisent la nitrification. Pour certains sols pourvus d'une microflore sulfoxydante xérophile, ce seuil s'élève jusqu'à 5,0. On peut, dans ce cas, concevoir facilement que, pendant la saison sèche, un sol, en équilibre avec une atmosphère caractérisée par un degré hygrométrique de 93 p. 100 à 95 p. 100, puisse être le siège de processus de sulfoxydation importants. On explique ainsi l'observation de MOSER et OLSON, signalée dans l'introduction, relative à l'oxydation du soufre dans des sols secs à l'air à la station d'expérimentation agricole de l'Oregon (92).

En ce qui concerne l'apparition des sulfures aux faibles humidités, on doit admettre qu'il s'agit là d'un phénomène normal qui n'est obligatoirement pas lié au développement de conditions particulièrement anaérobies.



CHAPITRE VI

CYCLE DU PHOSPHORE

Comme une fraction importante du phosphore d'un sol peut se trouver sous forme organique, l'étude de sa minéralisation présente un intérêt indiscutable. Ne pouvant examiner dans le cadre de ce travail la minéralisation du phosphore d'une façon aussi détaillée que celle de l'azote, nous nous sommes bornés à étudier la minéralisation du glycérophosphate de sodium. Ce corps a déjà été utilisé par PICCI, cité par POCHON et de BARJAC, dans des expériences du même type (99).

Des essais ont été effectués parallèlement avec de la lécithine, substance également employée par PICCI ; mais il n'a pas été possible, dans les conditions expérimentales où nous nous trouvons placé, de mettre en évidence une augmentation significative du phosphore assimilable dans le sol. Il est vraisemblable, qu'aux faibles humidités, la minéralisation de la lécithine est relativement faible et que le phosphore minéral ainsi libéré est en grande partie réutilisé par les microorganismes et donc impossible à déceler par les méthodes analytiques appliquées ici.

La minéralisation du phosphore organique préexistant n'a pu être mise en évidence, en raison de la très faible teneur en cet élément des sols d'Afrique Occidentale étudiés.

Par *phosphore minéralisé*, nous entendons le phosphore libéré par voie microbiologique sous une forme « assimilable » au sens de la méthode TRUOG, c'est-à-dire extractible par une solution d'acide sulfurique 0,002 N (115).

Les résultats ont été exprimés en pourcentage du phosphore minéralisé par rapport au phosphore incorporé sous forme de glycérophosphate de sodium. Ce pourcentage a souvent dépassé 70 p. 100 et même 80 p. 100 dans nos expériences.

A. — APERÇU DE LA CINÉTIQUE DES PROCESSUS DE MINÉRALISATION DU GLYCÉROPHOSPHATE

L'évolution de la minéralisation du phosphore en fonction du temps a été suivie à différentes humidités, dans un sol d'argile noire tropicale BAN, enrichi comme il sera indiqué au paragraphe B ci-dessous. Les dosages ont été effectués aux 3^e, 7^e, 14^e et 28^e jours. Il ressort de la figure 5 qu'aux pF élevés la minéralisation du phosphore croît avec le temps d'incubation, tandis qu'aux pF moyens et surtout au pF 2,7, la courbe de minéralisation présente, dès les premiers jours d'incubation, un maximum suivi d'une phase de décroissance. L'allure des courbes cinétiques de minéralisation du phosphore en fonction du pF du sol rappelle celle des courbes de minéralisation de la tyrosine ou de la caséine (figures 10 et 11). On en donnera une explication au chapitre X.

Comme ces courbes ne peuvent, en raison de leur variabilité liée à l'humidité du sol, guider pour le choix d'une durée d'incubation particulière, celle-ci a été fixée arbitrairement à 14 jours. On a remarqué, en effet, que le glycérophosphate était caractérisé par une minéralisation rapide, même aux pF relativement élevés.

B. — SEUILS DE MINÉRALISATION DU GLYCÉROPHOSPHATE

1. — *Technique expérimentale*

L'enrichissement des échantillons a été effectué aux doses suivantes exprimées en mg pour 100 g de sol :

Glycérophosphate de sodium	816 mg
Sulfate d'ammoniaque	192 mg
Carbonate de calcium précipité	1 000 mg

ce qui correspond à un apport approximatif de 800 p.p.m. de phosphore exprimé en P.

Après l'incubation de 14 jours, le phosphore assimilable, extrait par le réactif de TRUOG, a été dosé par la méthode colorimétrique au vanado-molybdate de FLEURY et LÉCLERC (47).

2. — *Résultats*

Les résultats des expériences qui ont porté sur 14 sols, sont groupés dans le tableau 37 d'où il résulte que les seuils de minéralisation du glycérophosphate sont toujours supérieurs au pF 5,1. Ils se situent en moyenne au niveau du pF 5,5, avec pour valeurs extrêmes 5,1 et 5,6.

TABLEAU 37

Seuils de minéralisation du glycérophosphate après une incubation de deux semaines.

Type de sol	Référence	Seuils		Pourcentage du glycérophosphate minéralisé au pF 5,0
		pF	Tension en atmosphères	
Sol brun subaride	BB	5,1	125	20 %
	BR	5,6	398	60 %
Sol ferrugineux tropical non ou peu lessivé	TV	5,7	501	76 %
	DIOR	5,7	501	54 %
Sol ferrugineux tropical lessivé	DH	5,6	398	87 %
	SOR-10	5,5	316	64 %
Sol ferrallitique	DR	5,6	398	56 %
	SF	5,5	316	64 %
	KA	5,7	501	44 %
Sol d'argile noire tropicale	TH	5,2	158	43 %
	PT	5,6	398	85 %
	PT-61	5,5	316	36 %
Sol hydromorphe typique	KB	5,5	316	54 %
	SOR-130	5,6	398	87 %

C. — IMPORTANCE ET ALLURE DES PROCESSUS DE MINÉRALISATION DU GLYCÉROPHOSPHATE AUX FAIBLES HUMIDITÉS

Au pF 5,0 le pourcentage de glycérophosphate minéralisé atteint des valeurs allant de 20 à 87 p. 100 (tableau 37). Dans 10 sur 14 sols examinés, le pourcentage de minéralisation dépasse 50 p. 100.

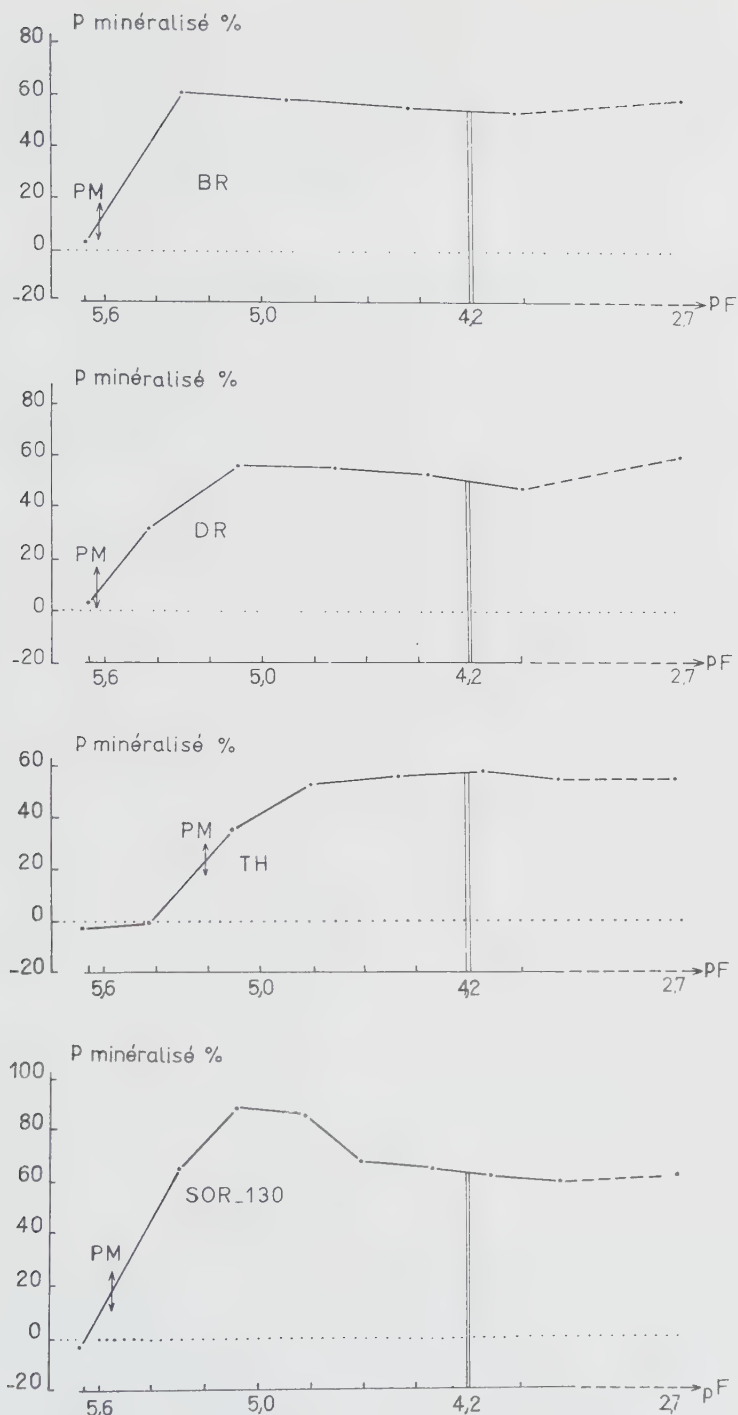


FIG. 18. — Influence du pF sur la minéralisation du glycérophosphate de sodium. Les lettres PM indiquent l'emplacement des seuils de minéralisation. De haut en bas : sol brun subaride BB, sol faiblement ferrallitique DR, sol d'argile noire tropicale TH et sol hydromorphe typique SOR-130.

Les courbes de minéralisation, qui n'ont été dessinées que pour 4 sols, dont un sol brun subaride BB, un sol faiblement ferrallitique DR, un sol d'argile noire tropicale TH et un sol hydromorphe typique SOR-130, sont toutes caractérisées par une inflexion aux environs du pF 4,0. On observe un maximum très net au pF 5,1 dans le cas du sol SOR-130 (figure 18). Un phénomène de même nature a déjà été signalé par la minéralisation de l'azote dans le cas de la tyrosine et des feuilles d'Ara-chide broyées (figure 14).

Il faut se garder de généraliser à d'autres substances organiques phosphatées les résultats concernant le glycérophosphate de sodium. On a vu, en effet, à l'occasion de l'étude du cycle de l'azote, que les seuils étaient, dans une grande mesure, sous la dépendance de la nature de la matière organique minéralisable. Il est probable qu'il en est de même pour le cycle du phosphore et l'on se souviendra de ce que les seuils déterminés au cours de cette étude n'intéressent que la minéralisation du glycéro-phosphate.

CHAPITRE VII

INTERACTION DES CYCLES DU CARBONE ET DE L'AZOTE

Les chapitres précédents ont été consacrés essentiellement à l'étude des processus de minéralisation par voie biologique. Suivant la définition de la Société américaine de Science du Sol, ces processus consistent dans « le passage d'un élément de sa forme d'immobilisation à sa forme inorganique, assimilable par les plantes, soit par autolyse, soit par décomposition microbiologique », les cas d'immobilisation des formes inorganiques, par voie chimique ou physico-chimique, étant évidemment exclus. Inversement, l'immobilisation par voie biologique implique « le passage d'un élément provenant d'un composé minéral dans une combinaison organique dans les cellules microbiennes ou les tissus végétaux » (124). En fait, ces deux processus opposés, se développant simultanément dans le sol, peuvent être considérés comme le résultat de l'interaction des cycles du carbone et de l'azote.

Le rapport C/N des substances incorporées est un des meilleurs indices permettant de prévoir l'importance relative des processus de minéralisation et des processus d'immobilisation, les substances ayant un rapport C/N élevé tendant à immobiliser l'azote plutôt qu'à le minéraliser. Il existe donc une valeur limite du rapport C/N au-delà de laquelle il y a immobilisation. Mais cette valeur limite dépend des conditions expérimentales : type de sol utilisé, durée d'incubation, nature des substances incorporées. C'est ce qui explique que les différents auteurs avancent des chiffres assez variables. Même si l'on admet, avec HARMSSEN et VAN SCHREVEN (53), IRITANI et ARNOLD (63), que la valeur limite du rapport C/N est approximativement de 20, il ne faut pas oublier qu'il s'agit seulement d'une moyenne et que l'on peut fort bien avoir des signes d'immobilisation, dès que l'on atteint un rapport C/N de 13 ou 14. C'est d'ailleurs ce qui a été observé en particulier par JENSEN et SALTER cités par WINSOR (124). Nous avons personnellement vérifié qu'un mélange de glucose et de nitrate de potassium ayant un rapport C/N de 14,5 pouvait fort bien entraîner une immobilisation importante et extrêmement rapide (tableau 38).

Dans ce chapitre, on examinera d'une part les processus d'immobilisation aux faibles humidités de l'azote minéral incorporé au sol sous forme de nitrate de potassium ou de sulfate d'ammonium, par des hydrates de carbone de composition bien définie (glucose, amidon, cellulose) et par une substance d'origine végétale de composition complexe (feuilles de Teck). On étudiera d'autre part les processus d'immobilisation aux faibles humidités de l'azote minéral ou minéralisable du sol, par des substances végétales complexes à rapport C/N croissant.

On a distingué les *seuils d'immobilisation de l'azote minéral global* d'une part et les *seuils d'immobilisation de l'azote nitrique* d'autre part. Les premiers ont été déter-

minés à partir des teneurs en azote minéral global ($\text{N-NH}_3 + \text{N-NO}_3$) et les seconds à partir des teneurs en azote nitrique uniquement (N-NO_3). Il n'y a concordance entre les deux seuils que lorsque l'azote minéral est incorporé au sol sous forme nitrique. Mais lorsque cet apport est effectué sous forme d'azote ammoniacal, il y a un écart important entre les seuils, car les processus de nitrification sont, en général, beaucoup plus lents que les processus d'immobilisation. Parfois même — c'est le cas des sols à nitrification déficiente — il n'est pas possible de mettre en évidence un seuil d'immobilisation des nitrates. En fait, c'est le seuil d'immobilisation de l'azote minéral global qui présente le plus d'intérêt et c'est surtout de lui qu'il sera question ici.

En ce qui concerne la représentation graphique des résultats, on a porté en ordonnée les quantités d'azote immobilisé dans les conditions expérimentales. Ces quantités ont été calculées en déduisant des teneurs en azote minéral des échantillons témoins (enrichis seulement en azote minéral), les teneurs en azote minéral des échantillons enrichis à la fois en azote minéral et en substances hydrocarbonées. Comme le premier chiffre est plus grand que le deuxième, la valeur résultante est positive et la courbe correspondante représente une fonction croissante lorsque le pF diminue (figures 19 et 20).

A. — IMMOBILISATION DE L'AZOTE MINÉRAL PAR LE GLUCOSE, L'AMIDON ET LA CELLULOSE

1. — *Immobilisation par le glucose*

a) *Technique expérimentale.*

L'enrichissement des échantillons a été effectué avec le mélange suivant dont la composition exprimée en mg pour 100 g de sol est la suivante :

Glucose	725 mg
Nitrate de potassium	145 mg
Mélange minéral SI	36 mg
Carbonate de calcium précipité	362 mg

ce qui correspond à un apport de 0,29 p. 100 de carbone et 0,02 p. 100 d'azote minéral. Le rapport C/N du mélange est donc de 14,5.

L'expérience n'a été réalisée qu'avec un seul sol ; il s'agit de l'argile noire tropicale PT-61. Mais on a effectué des mesures pour trois durées d'incubation successives : 1, 2 et 4 semaines.

b) *Seuils d'immobilisation par le glucose.*

Pour le sol PT-61, le seuil d'immobilisation de l'azote global par le glucose se situe au pF 5,5 dès la première semaine. Il reste fixé à ce niveau aux deuxième et quatrième semaines (tableau 38). Ce seuil, est à 0,1 unité pF près, le même que celui qui a été déterminé pour la glycolyse. On a vu, en effet, que ce dernier était de 5,4 (tableau 27).

Le seuil d'immobilisation de l'azote minéral global par le glucose se confond donc avec le seuil de glycolyse.

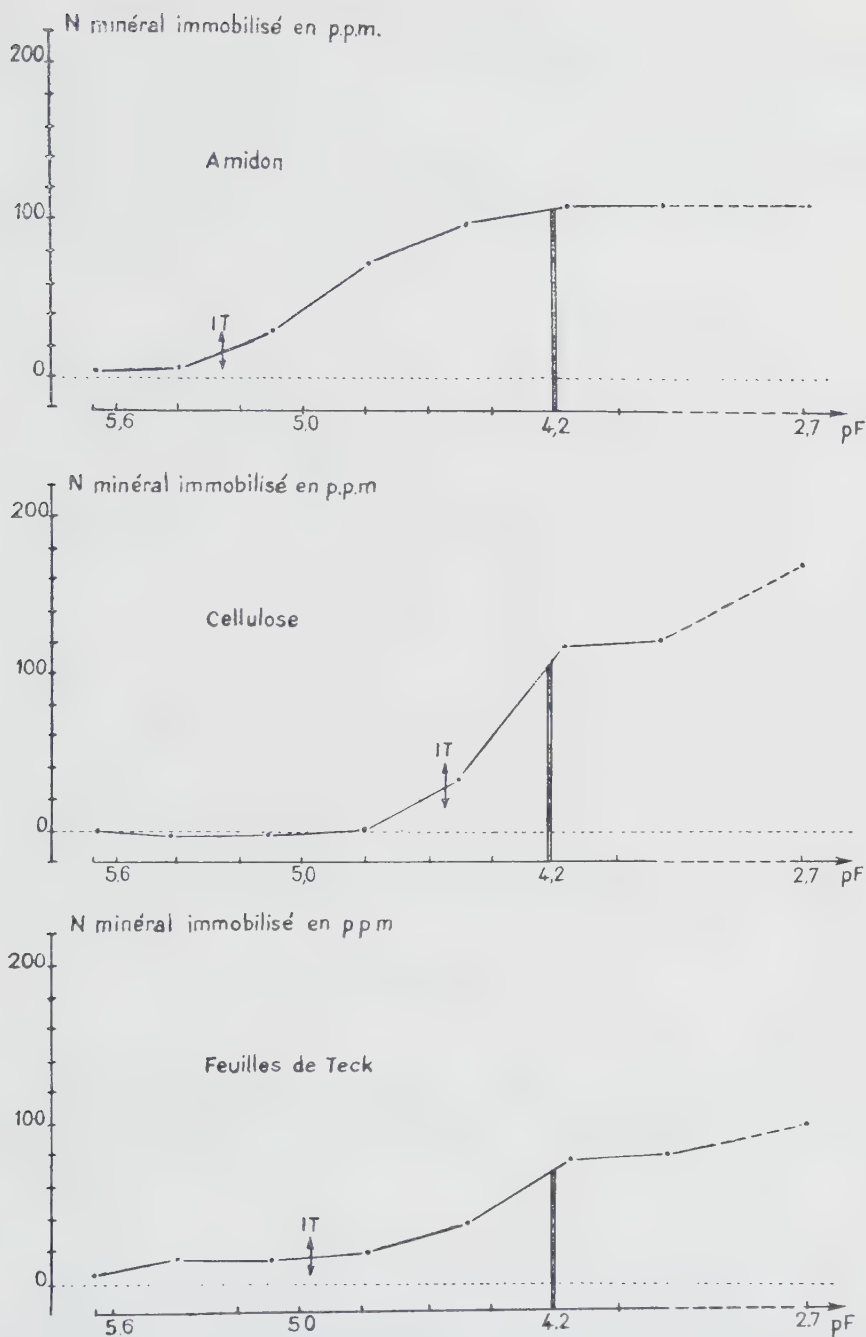


FIG. 19. — Influence du pF sur l'immobilisation de l'azote du sulfate d'ammoniaque par incorporation d'amidon, de cellulose ou de feuilles de *Tectona grandis*. Les lettres IT indiquent l'emplacement de l'azote minéral global. De haut en bas : immobilisation par l'amidon, la cellulose et les feuilles de *Tectona grandis*. Dans les trois cas, le sol utilisé a été un sol d'argile noire tropicale (PT-61).

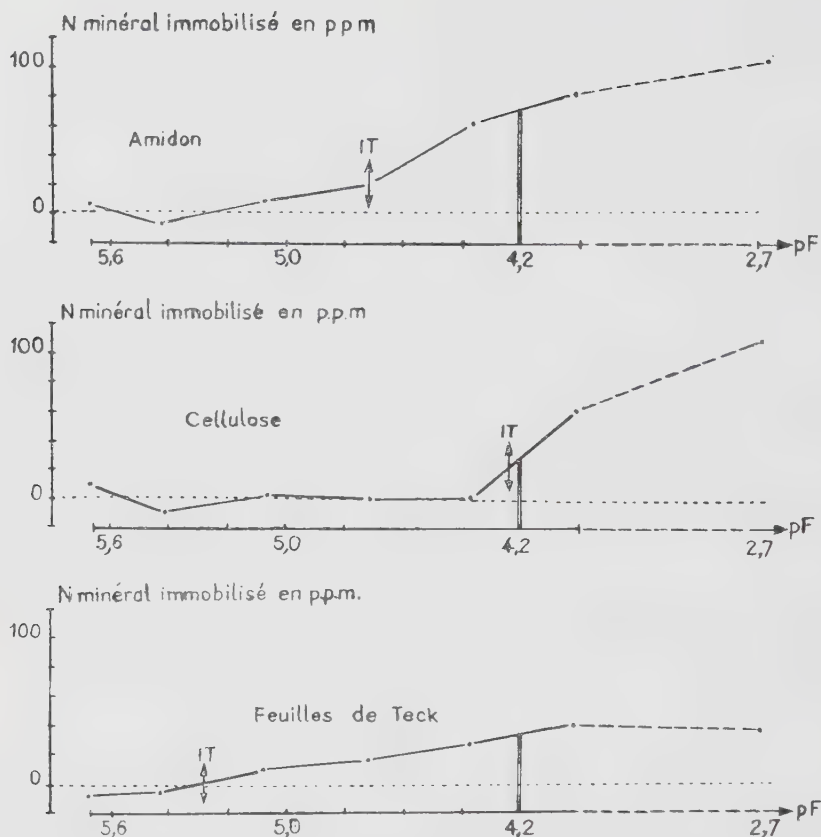


FIG. 20. — Même protocole expérimental que dans le cas de la figure 19, mais appliqué au sol faiblement ferrallitique DR.

2. — Immobilisation par l'amidon

a) Technique expérimentale.

L'enrichissement des échantillons a été effectué avec le mélange suivant dont la composition exprimée en mg pour 100 g de sol est la suivante :

Amidon soluble.....	500 mg
Nitrate de potassium	75 mg
Mélange minéral SI.....	15 mg
Carbonate de calcium précipité	100 mg

ce qui correspond à un apport de 0,20 p. 100 de carbone et 0,01 p. 100 d'azote minéral. Le rapport C/N du mélange est donc de 20.

L'expérience a été conduite à la fois avec une argile noire tropicale biologiquement très active (TH) et un sol faiblement ferrallitique (DR). La durée d'incubation a été fixée uniformément à deux semaines.

b) *Seuils d'immobilisation par l'amidon*

Les seuils d'immobilisation du sulfate d'ammoniaque par l'amidon se situent respectivement aux pF 5,3 et 4,7 pour les sols TH et DR (tableau 38 et figures 19 et 20). Ces résultats sont à rapprocher de ceux qui concernent les seuils d'amylolyse, dont les valeurs déterminées par la méthode respirométrique sont, pour la même incubation de deux semaines, de 5,2 pour les deux sols (tableau 29). Si la concordance est satisfaisante pour le sol TH, elle l'est nettement moins pour le sol DR, vraisemblablement en raison de la micro-hétérogénéité plus élevée de ce dernier sol.

TABLEAU 38

Seuils d'immobilisation de l'azote minéral par différentes substances hydrocarbonées.

Nature et origine de l'azote minéral	Substance hydrocarbonée	C/N	Durée de l'incubation en semaines	Référence du sol	Seuils
Apport complémentaire de KNO_3	Glucose	14,5	1	PT-61	5,5
			2	PT-61	5,5
			4	PT-61	5,5
Apport complémentaire de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	Amidon	20	2	TH	5,3
			2	DR	4,7
Apport complémentaire de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	Cellulose	20	2	TH	4,5
			2	DR	4,2
Azote minéral et minéralisable préexistant dans le sol	Feuilles d' <i>Acacia albida</i> broyées	27	4	TH	5,1
			4	DR	5,3
Azote minéral et minéralisable préexistant dans le sol	Feuilles de <i>Tectona grandis</i> broyées	51	4	TH	5,3
			4	DR	5,3
Apport complémentaire de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	Feuilles de <i>Tectona grandis</i> broyées	24	4	TH	5,0
			4	DR	5,3

3. — *Immobilisation par la cellulose*a) *Technique expérimentale.*

L'enrichissement utilisé ici n'a différé du précédent que par le fait qu'on y a remplacé l'amidon par la cellulose.

L'expérience a été conduite dans les mêmes sols et la durée d'incubation a aussi été de deux semaines.

b) *Seuils d'immobilisation par la cellulose.*

Les seuils d'immobilisation du sulfate d'ammoniaque par la cellulose se situent respectivement aux pF 4,5 et 4,2 pour les sols TH et DR. En ce qui concerne le premier d'entre eux, la concordance est excellente avec le seuil de cellulolyse déterminé par la méthode du papier-filtre qui, pour deux semaines d'incubation, s'élève à 4,5. Pour le deuxième sol (DR), il y a un décalage de 0,2 unité pF puisque son seuil de cellulolyse à deux semaines est de 4,5 (tableau 32, figures 19 et 20).

B. — CAS DE L'INCORPORATION AU SOL DE SUBSTANCES COMPLEXES
D'ORIGINE VÉGÉTALE

En fait, les processus d'immobilisation de l'azote minéral dans le sol y apparaissent lors de l'incorporation de résidus végétaux. C'est pour nous rapprocher de ces conditions pratiques, que nous avons effectué des enrichissements avec différentes substances d'origine végétale. Il s'agit de feuilles broyées des espèces suivantes, choisies d'après leur rapport C/N :

a) Feuilles d'*Arachis hypogea* (C/N = 13)

b) Feuilles d'*Acacia albida* (C/N = 27).

c) Feuilles de *Tectona grandis* (C/N = 51).

Les feuilles d'Arachide ont été récoltées en fin de végétation ainsi que celles d'*Acacia albida*. Les feuilles de Teck ont été récoltées au moment de leur chute dans des cadres spéciaux (77). La composition minérale de ces feuilles figure au tableau 17.

L'Arachide est une plante trop connue pour qu'il soit nécessaire de la présenter ici.

Mais l'*Acacia albida* (= *Faidherbia albida*) mérite une parenthèse. « C'est, écrit AUBREVILLE, un des arbres les plus communs et les plus utiles de toute l'Afrique sahélo-soudanaise. Il est curieux à plus d'un point de vue. L'*Acacia albida* est en effet feuillé en saison sèche ; mais, en revanche, il perd ses feuilles au début de la saison des pluies, de sorte qu'il ne gêne pas les cultures sous-jacentes par son ombrage... Il intéresse les pasteurs parce que ses rameaux feuillés et ses fruits sont fourragers (5). » Sa réputation d'accroître la fertilité du sol a été confirmée récemment par CHARREAU et VIDAL (26).

Quant au Teck (*Tectona grandis*), il nous a paru utile de l'étudier ici, car c'est une essence de grand avenir en zone tropicale sèche et il n'est pas sans intérêt de chercher à préciser l'évolution, dans les sols de teckeraies, des débris végétaux qui y retournent naturellement.

Dans la plupart de nos expériences, les sols n'ayant reçu aucun apport préalable d'azote minéral, les phénomènes d'immobilisation ont porté uniquement sur l'azote minéral préexistant naturellement dans le sol, ainsi que sur l'azote qui a pu s'y minéraliser au cours de l'incubation. Toutefois dans le cas du Teck, on a effectué une série d'expériences complémentaires comportant l'enrichissement simultané en feuilles de Teck broyées et en sulfate d'ammoniaque.

Ainsi qu'on l'a déjà indiqué au chapitre III, paragraphe F, les feuilles d'Arachide broyées ont été incorporées au sol à la dose de 1 p. 100. C'est cette dose qui a également été adoptée pour les autres feuilles. Dans le cas de l'enrichissement en feuilles d'Arachide broyées, les expériences ont porté sur onze sols différents énumérés au tableau 21. Dans le cas de l'enrichissement avec les feuilles d'*Acacia albida* et de *Tectona grandis*, les expériences ont été conduites uniquement avec les deux sols TH et DR.

La durée d'incubation a été fixée uniformément à quatre semaines.

I. — Immobilisation partielle de l'azote minéral
par les feuilles d'Arachide broyées

Lors de l'incorporation au sol de feuilles d'Arachide broyées, il n'y a pas diminution mais augmentation du taux d'azote minéral. Il y a donc prédominance des phénomènes de minéralisation sur les phénomènes d'immobilisation. Mais on a déjà

remarqué que les courbes de minéralisation de l'Arachide présentaient toutes un minimum situé en général au voisinage du pF 4,2 et pouvant s'écarter très sensiblement de cette moyenne (figure 14). Ce minimum correspond à une régression des processus de minéralisation par rapport à ceux d'immobilisation. Il n'y a pas, à proprement parler, de blocage de l'azote mais on observe une immobilisation partielle. Celle-ci n'est pas plus importante, car le rapport C N des feuilles d'Arachide est assez bas.

2. — Immobilisation de l'azote minéral par les feuilles d'*Acacia albida* broyées

L'incorporation au sol de feuilles d'*Acacia albida* broyées provoque une immobilisation très rapide de l'azote minéral et minéralisable préexistant dans le sol. Les seuils d'immobilisation se situent, pour les sols TH et DR, respectivement aux pF 5,1 et 5,3. Ces seuils sont très élevés (tableau 38).

Lorsque l'humidité devient suffisante, les phénomènes d'immobilisation ont tendance à céder devant les phénomènes de minéralisation, de sorte que l'immobilisation de l'azote minéral global ($N-NH_3 + N-NO_3$) diminue d'importance. Cette immobilisation de l'azote minéral global passe donc par un maximum au voisinage du pF 4,2, puis tend à diminuer lorsque l'humidité augmente.

3. — Immobilisation de l'azote minéral par les feuilles de Teck broyées

a) Sans apport complémentaire d'azote minéral.

L'incorporation au sol de feuilles de Teck broyées provoque une immobilisation rapide de l'azote minéral et minéralisable préexistant dans le sol.

Le seuil d'immobilisation de l'azote minéral global se situe au pF 5,3 pour les deux sols étudiés : TH et DR (tableau 38). Comme dans le cas de l'incorporation de feuilles d'*Acacia albida*, on a observé ici, mais avec moins de netteté, une tendance au développement des phénomènes d'immobilisation aux environs du pF 4,2.

b) Avec apport complémentaire d'azote minéral.

Outre les feuilles de Teck broyées, on a ajouté dans ce cas du sulfate d'ammoniaque et des sels minéraux, aux doses suivantes exprimées en mg pour 100 g de sol :

Feuilles de Teck broyées	1 000 mg
Sulfate d'ammoniaque	96 mg
Mélange minéral SI	3 mg
Carbonate de calcium précipité	500 mg

ce qui correspond à un apport de 0,485 p. 100 de carbone et 0,020 p. 100 d'azote minéral. Le rapport C/N est donc de 24, c'est-à-dire qu'il est diminué de moitié puisque dans les feuilles de Teck il est de 51.

Les seuils d'immobilisation de l'azote minéral global déterminés pour les sols TH et DR, sont respectivement de 5,0 et 5,3 (graphiques du bas des figures 19 et 20 et tableau 38).

C. — COMPARAISON DES SEUILS D'IMMOBILISATION DE L'AZOTE PAR DIFFÉRENTES SUBSTANCES HYDROCARBONÉES

Le tableau 38 permet de classer les substances responsables de l'immobilisation de l'azote minéral en trois catégories distinctes :

- a) *substances provoquant l'immobilisation à des pF inférieurs à 4,5*
 ex : la cellulose ;
- b) *substances provoquant l'immobilisation à des pF compris entre 4,5 et 5,4*
 ex : amidon, feuilles d'*Acacia albida* ou de Teck broyées ;
- c) *substances provoquant l'immobilisation à des pF supérieurs à 5,4*
 ex : le glucose.

Cette classification n'est que le reflet de la classification des exigences de la microflore tellurique vis-à-vis du facteur eau. En effet, le seuil d'immobilisation de l'azote par la cellulose est confondu avec le seuil de cellulolyse. Le seuil d'immobilisation de l'azote par l'amidon l'est avec le seuil d'amylolyse. De même le seuil d'immobilisation de l'azote par le glucose l'est avec le seuil de glucolyse.

Quant aux feuilles broyées à rapport C/N supérieur à 20, leur dégradation apparaît à des pF aussi élevés que celle de l'amidon. Elles appartiennent à la catégorie *b* définie ci-dessus.

D. — INTENSITÉ DES PHÉNOMÈNES D'IMMOBILISATION DE L'AZOTE AUX FAIBLES HUMIDITÉS

Si les *niveaux des seuils* d'immobilisation de l'azote minéral semblent être relativement indépendants de la nature des types pédologiques, il n'en est pas de même pour *l'intensité* des phénomènes d'immobilisation. Les figures 19 et 20 mettent parfaitement en relief les différences existant entre le sol TH biologiquement actif et le sol DR qui l'est beaucoup moins. C'est ainsi que, dans le premier cas (TH), l'immobilisation par l'amidon au pF 4,2 dépasse 50 p. 100 de l'azote minéral apporté, tandis que dans le deuxième cas (DR), elle est seulement de l'ordre de 35 p. 100.

Des expériences de contrôle ont permis de vérifier, qu'au cours de ces phénomènes d'immobilisation, il n'y avait aucune perte significative d'azote. ALLISON et coll. opérant à des tensions d'un tiers d'atmosphère, ont prouvé que les pertes par dénitrification étaient insignifiantes, même dans des échantillons enrichis en glucose (1 p. 100) ou en paille de blé (2 p. 100), pourvu que l'aération soit normale. Or, c'est précisément dans des conditions d'aération normale que nous nous sommes toujours placé, et il n'est pas étonnant que les dosages effectués ici, à titre de vérification, n'aient mis en évidence aucune perte significative d'azote.

CHAPITRE VIII

ROLES RESPECTIFS DE LA MICROFLORE BACTÉRIENNE ET DE LA MICROFLORE FONGIQUE

Lors de la mise en évidence des seuils d'activité des différents groupements physiologiques de microorganismes, on n'a pas cherché, à l'origine, à distinguer le rôle propre des Bactéries et celui des Champignons. Mais il est apparu, par la suite, indispensable de préciser le domaine d'action de chacune de ces microflore en fonction de leurs exigences hydriques.

On a déjà signalé que RYBALKINA et KONONENKO avaient remarqué que, dans certains sols, les Champignons semblaient favorisés aux faibles humidités (104). Il s'agit là d'un fait général qui a pu être vérifié dans tous les types de sol étudiés et quels que soient les enrichissements adoptés. Ces derniers ont consisté en apports de substances relativement simples, telles que l'amidon, ou de substances plus complexes, telles que des feuilles broyées d'espèces végétales diverses.

A. — TECHNIQUES EXPÉRIMENTALES

1. — *Numération de la microflore bactérienne totale sur le milieu WAKSMAN*

Pour la numération globale des Bactéries et Actinomycètes que nous appellerons aussi numération de la microflore bactérienne totale, de nombreux auteurs ont employé le milieu à l'extrait de terre qui est incontestablement celui qui se rapproche le plus du milieu édaphique. Nous ne l'avons cependant pas adopté et nous avons préféré un milieu synthétique qu'il est plus facile de préparer et qui donne des résultats plus reproductibles : c'est le *sodium albumenate agar* de WAKSMAN (64, 107). Comme les lectures ont été faites en général au cinquième jour, on n'a ainsi dénombré que les germes à croissance rapide. Cette façon de procéder est sans inconvénient car, lorsque les sols sont enrichis en substances se dégradant rapidement comme l'amidon ou les feuilles broyées, la proportion de Bactéries et Actinomycètes à croissance lente est très réduite.

2. — *Numération de la microflore fongique totale sur milieu MARTIN*

Le milieu peptoné au rose bengale et à la streptomycine de MARTIN, adopté par beaucoup de laboratoires, a été utilisé ici avec succès (64). Comme pour le milieu de WAKSMAN, on a effectué des comptages dès le cinquième jour. Cette numération

précoce n'a présenté aucun inconvénient pour les mêmes raisons que dans le cas précédent.

3. — Enrichissements et durées d'incubation

Les enrichissements ont toujours été effectués dans les conditions décrites antérieurement. En ce qui concerne les durées d'incubation, elles ont été fixées à une semaine dans le cas d'apport d'amidon et à quatre semaines dans le cas d'apport de feuilles broyées d'Arachide, de Teck et d'*Acacia albida*. On a remarqué, par la suite, que ce dernier temps d'incubation aurait pu être ramené à deux semaines.

B. — PROLIFÉRATION DE LA MICROFLORE BACTÉRIENNE TOTALE ET DE LA MICROFLORE FONGIQUE TOTALE AUX FAIBLES HUMIDITÉS

1. — Seuils de prolifération de la microflore bactérienne totale

Comme il fallait s'y attendre, les seuils déterminés dans le cas des sols non enrichis sont très variables. Ils ne sont qu'exceptionnellement supérieurs au pF 4,2 (tabl. 39).

TABLEAU 39

Seuils de prolifération des Bactéries et Actinomycètes déterminés avec milieu WAKSMAN

Enrichissement	Sol faiblement ferrallitique DR	Sols d'argile noire		
		TH-T	PT	PT-61
Amidon	4,9	5,0	4,9	4,8
Feuilles d' <i>Arachis hypogea</i>	4,7	5,0	—	4,8
Feuilles d' <i>Acacia albida</i>	5,0	5,0	—	—
Feuilles de <i>Tectona grandis</i>	4,8	4,9	—	4,6
Témoin (sol non enrichi)	2,7 < S < 4,0	4,7	4,0	4,4

Par contre, lorsqu'il y a eu enrichissement, les seuils de prolifération de la microflore bactérienne totale se sont groupés dans une gamme de pF compris entre 4,6 et 5,0, quelle que soit la nature de la substance incorporée (tableau 39). Ces seuils sont, en général, inférieurs de plusieurs dixièmes d'unité pF à ceux qui ont été déterminés, pour les processus correspondants, par des méthodes biochimiques ou, comme on le montrera ci-dessous, par la méthode biologique basée sur l'étude de la microflore fongique. On est donc en droit de conclure que les Bactéries n'interviennent pas, ou pratiquement pas, aux pF supérieurs à 4,6-5,0.

2. — Seuils de prolifération de la microflore fongique totale

Le tableau 40 met en évidence un décalage important entre les seuils de prolifération de la microflore bactérienne totale et les seuils correspondants pour la microflore fongique totale, quel que soit le type d'enrichissement utilisé ou le type de sol. Ce décalage est, en général, de l'ordre de 0,6 unité pF.

Les courbes de densité (exprimées en logarithme) en fonction du pF, établies dans le cas de l'enrichissement en amidon (figure 21), font ressortir de façon remarquable la très faible exigence en eau de la microflore fongique. Les seuils de proliféra-

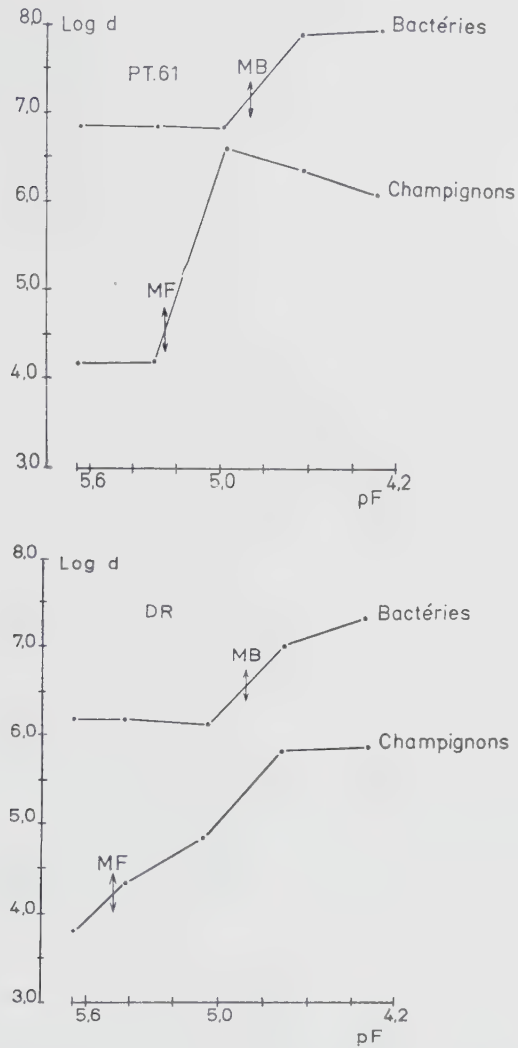


FIG. 21. — Comparaison des courbes de prolifération, en fonction du pF, de la microflore fongique et de la microflore bactérienne, dans deux sols enrichis en amidon (sol d'argile noire tropicale PT-61 et sol faiblement ferrallitique DR). On a porté en ordonnée les densités exprimées en logarithme ($\log d$).

tion des Champignons dans le sol d'argile noire PT-61 et dans le sol ferrallitique peu typique DR, correspondent en effet à des teneurs en eau de 4,4 p. 100 dans le 1^{er} cas et de 0,7 p. 100 dans le 2^e.

Le rôle prépondérant des Champignons aux très faibles humidités sera à nouveau confirmé expérimentalement à l'occasion de l'étude de l'évolution de la stabilité structurale.

TABLEAU 40

Comparaison des seuils de prolifération des Bactéries et Actinomycètes déterminés avec le milieu WAKSMAN et des seuils de prolifération des Champignons déterminés avec le milieu MARTIN.

Type de sol	Enrichissement	Seuil de prolifération des	
		Bactéries et Actinomycètes (WAKSMAN)	Champignons (MARTIN)
Sol faiblement ferrallitique DR	Amidon (0,5 %)	4,9	5,5
Sol d'argile noire tropicale PT-61	Amidon (0,5 %)	4,8	5,3
	Amidon (0,5 %)	5,0	5,2
Sol d'argile noire tropicale TH-T	Glucose (2 %) et sulfate d'ammoniaque (0,2 %)	5,0	5,5
	Feuilles d' <i>Arachis hypogea</i> (2 %)	5,0	5,6
	Feuilles d' <i>Acacia albida</i> (2 %)	5,0	5,5
	Feuilles de <i>Tectona grandis</i> (2 %)	4,9	5,5
	Témoin (sol non enrichi)	4,7	5,4

C. — ÉVOLUTION DU PH PENDANT LES PROCESSUS DE DÉGRADATION AUX FAIBLES HUMIDITÉS

Si les méthodes de numération, comme les méthodes respirométriques, présentent l'avantage considérable de contribuer à prouver le rôle essentiel des microorganismes dans les processus de dégradation aux faibles humidités, elles n'en sont pas moins longues et délicates. Il n'est donc pas sans intérêt de signaler ici qu'il est possible de déterminer facilement l'ordre de grandeur des seuils de décomposition des substances végétales complexes, en se basant sur les variations de pH concomitantes (tabl. 41).

TABLEAU 41

Seuils basés sur les variations de pH liées à la dégradation de différentes substances d'origine végétale.

Enrichissement	Sol ferrugineux tropical lessivé DH	Sol faiblement ferrallitique DR	Sol d'argile noire tropicale TH
Amidon (0,5 %)	5,2	5,2	5,2
Feuilles d' <i>Arachis hypogea</i> (2 %)	—	5,6	5,5
Feuilles d' <i>Acacia albida</i> (2 %)	5,6	5,5	5,2
Feuilles de <i>Tectona grandis</i> (2 %)	5,6	5,2	5,1

Ces variations se traduisent, pour les quatre enrichissements étudiés (amidon et feuilles broyées), par une augmentation du pH de l'ordre de l'unité entre les pF 5,6 et 2,7 dans les sols non tamponnés du type DR. Cette augmentation du pH est plus faible dans le cas des sols mieux tamponnés du type TH.

Toutefois, comme il s'agit d'une méthode indirecte, les seuils basés sur les variations de pH n'ont été donnés qu'à titre indicatif et il n'en a pas été tenu compte lors de l'interprétation générale des résultats.

CHAPITRE IX

ÉVOLUTION DE LA STABILITÉ STRUCTURALE

La stabilité structurale du sol peut être considérablement améliorée par suite du développement des myceliums fongiques ou des cellules bactériennes produisant un mucus abondant. En plus de ces effets directs, la microflore est capable de faire la synthèse de composés organiques protégeant les agrégats. Les produits de métabolisme microbien jouent même souvent un rôle plus important que les cellules microbiennes elles-mêmes (49, 76, 120).

La preuve a été faite, dans les chapitres précédents, que de nombreux groupes physiologiques de microorganismes étaient encore actifs, parfois même très actifs, aux pF élevés. On était donc en droit de penser que, dans ces conditions, la microflore pouvait encore intervenir dans l'évolution de la stabilité structurale du sol. C'est ce que nous avons cherché à vérifier en soumettant différents sols de l'Ouest africain à des traitements destinés à mettre en évidence, en plus du rôle du facteur humidité, celui de la nature de la matière organique incorporée au sol et des microorganismes responsables de l'évolution de la structure.

A. — TECHNIQUES EXPÉRIMENTALES

1. — Préparation des échantillons

Les échantillons utilisés ont été préparés avec les précautions prescrites par HENIN et coll. (57). Les mottes ont été forcées à la main à travers un tamis de 2 mm à mailles carrées et la terre fine a été éliminée par passage sur un tamis de 0,2 mm.

2. — Enrichissements

a) Enrichissement avec un mélange de glucose et de sulfate d'ammoniaque.

Dans son étude sur la stabilité structurale en liaison avec les facteurs biologiques, HENIN a préconisé l'emploi de glucose comme source de carbone « car, en lui-même ou dans ses produits de dégradation, il est peu susceptible de modifier la stabilité de la structure » (56).

L'enrichissement, dont la formule est inspirée de celle de cet auteur, a consisté en l'adjonction de glucose et de sulfate d'ammoniaque aux doses suivantes exprimées en mg par 100 g de sol :

Glucose	2 000 mg
Sulfate d'ammoniaque	200 mg

Le rapport C/N est donc environ 19.

Ce mélange a été incorporé au sol par rotation lente du récipient contenant chaque échantillon, afin d'éviter de briser les agrégats préexistants.

b) *Enrichissement avec des feuilles d'Arachide broyées.*

Parallèlement à l'enrichissement en glucose, on a procédé à un essai d'enrichissement avec des feuilles d'Arachide broyées qui se rapproche sensiblement plus des conditions réalisées dans la pratique agricole. Cet enrichissement a été effectué à une dose deux fois plus forte que dans les expériences antérieures, soit 2 p. 100 au lieu de 1 p. 100. L'incorporation a été faite avec les précautions indiquées au paragraphe précédent.

3. — *Humidification*

L'humidification ne pouvant être effectuée par malaxage, comme dans les expériences précédentes, on a utilisé le principe de la mise en équilibre des sols avec des atmosphères à degré hygrométrique réglé par des solutions saturées.

Chaque échantillon de 100 g de sol a été mis dans un bocal de 1 litre à fermeture canette renfermant un bêcher contenant lui-même la solution saturée correspondant au degré hygrométrique désiré. Les quatre solutions saturées sont décrites au tableau 2. Une fois l'équilibre réalisé, les échantillons de sol se sont trouvés amenés aux pF 5,6-5,4-5,1-4,9.

Cette méthode présente les deux avantages suivants :

- a) Elle évite la destruction, même partielle, des agrégats préexistants.
- b) Elle élimine l'erreur provenant de l'accroissement de tension osmotique dû à l'incorporation de doses de glucose et de sulfate d'ammoniaque plus importantes que dans les expériences antérieures (chapitre I, paragraphe D).

Elle présente, par contre, deux inconvénients :

- a) Elle nécessite une durée d'incubation plus longue pour permettre à l'équilibre de s'établir. Cette durée a été fixée arbitrairement à six semaines dans la plupart des cas. On n'a adopté une incubation plus longue (10 semaines) que lors de l'étude de la dégradation de la stabilité structurale.

- b) Elle ne permet guère d'étudier les phénomènes liés à des humidités relatives supérieures à 95 p. 100, car des condensations risquent alors d'apparaître, mettant ainsi en cause la validité même des expériences. Afin d'éviter cet écueil, nous nous sommes donc limité à l'étude de quatre niveaux d'humidité dont le plus haut correspond à une humidité relative de 95 p. 100. Le niveau le plus bas correspond à une humidité relative de 75 p. 100, d'où un pF de 5,6 qui a servi de base au calcul des seuils.

4. — *Techniques d'évaluation de la stabilité structurale*

La stabilité structurale du sol a été évaluée d'après la méthode de HENIN, les résultats étant exprimés par l'indice d'instabilité S qui est à la fois fonction du pourcentage d'agrégats, de l'état de dispersion et de la teneur en sables grossiers.

$$S = \frac{(A + L) \text{ maximum}}{\frac{AgA + AgB + AgE}{3} - 0,9 \text{ S.G.}}$$

« Le pourcentage d'agréats supérieurs à 0,2 mm, stables à l'eau, est la moyenne arithmétique des trois chiffres obtenus :

- sans prétraitement : AgE (témoin) ;
- après prétraitement à l'alcool : AgA (l'alcool a généralement un rôle protecteur) ;
- après prétraitement au benzène : AgB (le benzène a, au contraire, un rôle sensibilisateur, tout au moins dans la mesure où le sol est pauvre en matière organique).

L'état de dispersion est obtenu en effectuant une analyse mécanique, sans addition de dispersant, sur les éléments passés au travers du tamis dans les trois cas précédents. C'est la somme argile + limon, (A + L) maximum, qui est prise en considération, comme étant plus représentative de la dispersion que la fraction argile proprement dite. On se place dans les conditions les plus défavorables en ne tenant compte que de la valeur maximum rencontrée d'ordinaire, soit avec le témoin, soit plus souvent encore après le traitement au benzène.

La fraction sables grossiers S.G. joue un rôle important dans le taux d'agréats stables obtenus. Pour tenir compte, d'une part des erreurs d'échantillonnage dans les terres pauvres en sable, d'autre part de la stabilité que peuvent donner, dans certains cas, les sables grossiers dans les terres pauvres en éléments fins, la fraction sableuse est affectée du coefficient 0,9 » (86).

En outre, et souvent parallèlement à l'indice d'instabilité S, on a utilisé *un indice d'aggrégation* qui n'est autre que le pourcentage des agrégats supérieurs à 0,2 mm, stables à l'eau, après prétraitement au benzène.

B. — RÉGÉNÉRATION DE LA STABILITÉ STRUCTURALE

I. — Régénération par incorporation d'un mélange de glucose et de sulfate d'ammoniaque

Les expériences de régénération de la structure par incorporation au sol du mélange de glucose et de sulfate d'ammoniaque, décrit au paragraphe A ci-dessus, ont porté sur des sols appartenant à trois types pédologiques différents.

TABLEAU 42

Régénération de la stabilité structurale d'un sol d'argile noire tropicale enrichi en glucose et sulfate d'ammoniaque entre les pF 5,6 et 4,9 (sol BAN-S).

pF	Tension en atmosphères	Densité des Bactéries et des Actinomycètes en logarithme (WAKSMAN)	Densité des Champignons en logarithme (MARTIN)	Indice d'instabilité S (HÉNIN)
4,9	79	6,66	5,60	0,24
5,1	125	6,66	5,70	0,30
5,4	251	6,83	6,97	0,83
5,6	398	6,96	4,83	1,09
A (P = 0,05)		0,21	0,36	0,15
Seuil		—	5,5	5,5

a) *Cas des sols d'argile noire tropicale.*

Le tableau 42 relatif à ce premier sol (BAN-S) montre que la régénération de la stabilité structurale devient significative dès le pF 5,5. Au pF 4,9 l'indice d'instabilité S est de 0,24, indiquant une excellente structure.

TABLEAU 43

Evolution de la stabilité structurale — mesurée par le pourcentage d'agréats stables — de deux sols d'argile noire tropicale entre les pF 5,6 et 4,9.

pF	Tension en atmosphères	Sol BAN-S	Sol PT-ET	
		enrichi en glucose et sulfate d'amm.	enrichi en glucose et sulfate d'amm.	non enrichi (témoin)
4,9	79	52,5	45,7	23,3
5,1	125	41,5	39,7	23,0
5,4	251	27,4	24,1	23,5
5,6	398	23,8	23,3	22,9
A (P = 0,05)		2,3	2,9	0,9
Seuil		5,5	5,4	—

Des numérations de Bactéries et Actinomycètes sur milieu WAKSMAN et de Champignons sur milieu MARTIN effectuées sur les mêmes échantillons ont révélé que cette amélioration de la stabilité structurale était due au développement de la microflore fongique dont le seuil de prolifération est identique au seuil de régénération de la stabilité structurale.

Le tableau 43 donne les résultats relatifs à l'évolution de la stabilité structurale mesurée par le pourcentage d'agréats stables après prétraitement au benzène, dans le cas du sol BAN-S et d'un sol du même type (PT-ET). Les seuils de régénération sont respectivement de 5,5 et 5,4, c'est-à-dire pratiquement les mêmes que précédemment.

b) *Cas des sols ferrugineux tropicaux lessivés.*

Les tableaux 44 et 46 confirment les résultats précédents pour deux sols ferrugineux tropicaux lessivés (DH-61 et DH-T). Bien que ces deux sols présentent des caractéristiques biologiques très différentes des sols d'argile noire étudiés ci-dessus, on constate que l'amélioration de la stabilité structurale se manifeste aux mêmes pF.

En ce qui concerne les numérations microbiennes (tableau 44), on observe encore le même accroissement de la densité des Champignons en même temps qu'une diminution de la densité des Bactéries et Actinomycètes. On notera toutefois qu'au-dessous du pF 5,1, se manifeste une tendance à la reprise de l'activité bactérienne. Celle-ci se développe progressivement au détriment de l'activité fongique lorsque le pF continue à diminuer (fig. 21).

Les mesures de dégagement de CO₂ effectuées pendant la durée de l'incubation, révèlent un démarrage significatif de l'activité biologique dès le pF 5,5. On a pu démontrer l'existence, entre l'indice d'instabilité S et le dégagement cumulé de CO₂ en

six semaines X, d'une corrélation linéaire inverse hautement significative, l'équation de régression étant de la forme :

$$S = -0,000\,488\,X + 0,60$$

(avec $r = -0,84$ et $P < 0,001$)

Cette corrélation confirme le rôle primordial des microorganismes dans l'amélioration de la stabilité structurale aux faibles humidités.

TABLEAU 44

Régénération de la stabilité structurale d'un sol ferrugineux tropical lessivé, enrichi en glucose et sulfate d'ammoniaque entre les pF 5,6 et 4,9 (sol DH-61).

pF	Tension en atmos.	Dégagement de CO ₂ cumulé en mg/100 g de sol		Densité des Bactéries en logarithme (WAKSMAN)	Densité des Champignons en logarithme (MARTIN)	Indice d'instabilité S (HENIN)
		3 semaines	6 semaines			
4,9	79	295	569	5,94	6,84	0,31
5,1	125	322	497	5,74	7,00	0,32
5,4	251	71	272	5,86	5,80	0,51
5,6	398	1	4	6,38	5,52	0,59
A (P = 0,05)		33	60	0,22	0,44	0,08
Seuil		5,5	5,5	—	5,4	5,4

TABLEAU 45

Régénération de la stabilité structurale d'une rendzine grise d'érosion enrichie en glucose et sulfate d'ammoniaque entre les pF 5,6 et 4,9 (sol RZ).

pF	Tension en atmosphères	Indice d'instabilité S (HENIN)
4,9	79	0,37
5,1	125	0,43
5,4	251	0,63
5,6	398	0,56
A (P = 0,05)		0,08
Seuil		5,2

c) *Cas d'une rendzine grise d'érosion.*

L'application du même protocole expérimental à la rendzine grise d'érosion (RZ) a également entraîné une amélioration de la stabilité structurale nette mais cependant moins spectaculaire que dans les sols précédents. Il s'agit en effet ici d'un sol contenant, contrairement aux autres, une assez grande quantité de carbonate de sodium et présentant, de ce fait, une structure plus stable (tableau 45).

On vient de mettre en évidence, en plus du seuil de prolifération de la microflore fongique et du seuil de démarrage de l'activité biologique mesuré par le dégagement

de CO_2 , un nouveau seuil : c'est le seuil de régénération de la structure. Il est remarquable de constater que ces trois seuils sont sensiblement placés au même niveau : ils sont en effet compris entre les pF 5,1 et 5,5. Ce niveau est celui de la glycolyse et de l'immobilisation de l'azote minéral par le glucose (chapitre IV, paragraphe B ; chapitre VII, paragraphe A).

Si l'on revient à la notion de groupement physiologique, on peut penser que, dans les conditions expérimentales où nous nous sommes placé ici, c'est la microflore glycolytique qui est responsable de l'amélioration de la stabilité structurale, cette microflore étant constituée essentiellement par les Champignons.

2. — Régénération par incorporation de feuilles d'Arachide broyées

Le tableau 46 (3^e colonne) montre que le pourcentage d'agrégats stables à l'eau après prétraitement au benzène est sensiblement le même, après une incubation de 6 semaines au pF 4,9, dans le cas de l'enrichissement en feuilles d'Arachide broyées (38,9 p. 100) et dans celui de l'enrichissement en glucose (37,8 p. 100). Mais le seuil de régénération de la stabilité structurale est un peu plus bas dans le premier cas (5,2) que dans le second (5,5).

TABLEAU 46

Influence de différents traitements sur l'évolution de la stabilité structurale — mesurée par le pourcentage d'agrégats stables — d'un sol ferrugineux tropical lessivé mis à l'incubation pendant 6 et 10 semaines à des pF compris entre 5, 6 et 4,9 (sol DH-T).

pF	Tension en atmosphères	Enrichissement en feuilles d'Arachide	Enrichissement en glucose et sulfate d'ammoniaque		Aucun enrichissement (témoin)	
		6 semaines	6 semaines	10 semaines	6 semaines	10 semaines
4,9	79	38,9	37,8	33,4	30,7	28,2
5,1	125	34,3	39,4	34,5	28,7	28,0
5,4	251	32,2	36,9	36,6	31,1	30,6
5,6	398	31,9	30,8	31,6	30,4	30,3
A ($P = 0,05$)		1,6	1,7	1,5	1,6	0,9
Seuil		5,2	5,5	5,5	—	—

On a pu vérifier que le seuil de régénération de la stabilité structurale résultant de l'incorporation de feuilles d'Arachide est confondu avec le seuil de dégradation de cette matière organique, déterminé par la méthode respirométrique, qui est aussi de 5,2.

3. — Cas des sols non enrichis

Dans le cas des sols non enrichis, il n'y a, pour les différents échantillons étudiés, aucune tendance significative d'évolution de la stabilité structurale dans le sens de la régénération ou dans le sens inverse, lorsque la durée d'incubation reste inférieure ou égale à 6 semaines (tableau 43 et tableau 46, 6^e colonne).

C. — DÉGRADATION DE LA STABILITÉ STRUCTURALE

Les processus de dégradation de la stabilité structurale ne se manifestent, aux faibles humidités, qu'après des temps d'incubation très longs de l'ordre de 10 semaines, aussi bien dans des échantillons enrichis que dans des échantillons non enrichis.

1. — *Cas des sols enrichis en glucose et sulfate d'ammoniaque*

On a vu que l'enrichissement en glucose et sulfate d'ammoniaque, en favorisant la microflore fongique, améliorerait considérablement la stabilité structurale *dans le cas de l'incubation de 6 semaines* adoptée pour les protocoles expérimentaux consacrés à ce problème. Mais, *pour des temps d'incubation plus élevés* (10 semaines), on observe une baisse relative de la stabilité structurale, sans que celle-ci tombe toutefois au-dessous du niveau originel. C'est ainsi qu'au pF 5,1 le pourcentage d'agrégats stables après prétraitement au benzène qui atteint 39,4 p. 100 à la sixième semaine, tombe à 34,5 p. 100 à la dixième semaine (tableau 46, 4^e et 5^e colonnes).

2. — *Cas des sols non enrichis*

Alors qu'une incubation de l'ordre de 6 semaines à un pF de 5,1 ou 4,9 est pratiquement sans effet sur la stabilité structurale d'un sol ferrugineux tropical lessivé non enrichi (DH-T), une incubation prolongée (10 semaines) entraîne une baisse faible mais significative du pourcentage d'agrégats stables. Celui-ci tombe, en effet, de 30,3 p. 100 à 28,2 p. 100 après une incubation de 10 semaines au pF 4,9, le seuil de signification, pour $P = 0,05$, étant de 29,4 p. 100 (tableau 46, 7^e colonne).

D. — CONDITIONS DE L'ÉVOLUTION DE LA STABILITÉ STRUCTURALE AUX FAIBLES HUMIDITÉS

Aux pF élevés, il y a régénération de la stabilité structurale lorsque les microorganismes peuvent disposer de substances énergétiques xérométabolisables en quantité suffisante.

De même que les seuils d'immobilisation de l'azote minéral, les seuils de régénération de la stabilité structurale sont confondus avec les seuils de dégradation des substances énergétiques mises à la disposition de la microflore tellurique. Ce fait permet de prévoir le niveau des seuils de régénération de la stabilité structurale. Si, par exemple, à la place du glucose ou de feuilles d'Arachide, on utilisait l'amidon ou la cellulose, les seuils de régénération se placeraient au niveau des seuils d'amylolyse et de cellulolyse.

En ce qui concerne les processus de dégradation de la stabilité structurale, on a montré qu'aux faibles humidités ils pouvaient coexister avec les processus de régénération, avec toutefois un certain déphasage dans le temps. Ces deux processus antagonistes sont vraisemblablement liés aux processus de minéralisation et d'immobilisation des éléments minéraux dans le sol.

CHAPITRE X

INTERPRÉTATION GÉNÉRALE DES RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

A. — NATURE BIOLOGIQUE DES PROCESSUS D'ÉVOLUTION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE DU SOL AUX pF SUPÉRIEURS A 4,2

Pour chacun des processus examinés au cours de ce travail, on s'est attaché à en démontrer la nature biologique, soit en se basant sur des expériences faisant intervenir la stérilisation ou l'emploi de substances inhibitrices ou antibiotiques, soit, plus généralement, en doublant les analyses chimiques par des numérations de germes ou des mesures de métabolisme respiratoire.

Les résultats des déterminations de seuils par les méthodes respirométriques ont toujours coïncidé de façon satisfaisante avec ceux des méthodes chimiques. La concordance a été parfois moins bonne pour les méthodes de numération, pour différentes raisons dont certaines sont liées au principe même de la méthode et d'autres sont simplement d'origine technique.

En ce qui concerne les premières, on a déjà noté, à la suite de nombreux auteurs dont BURCIK, POCHON et de BARJAC (19, 99), que la numération des germes vivants ne pouvait donner qu'une image imparfaite de l'activité biologique, de même qu'elle reflète avec imprécision les phénomènes de croissance (90). D'autre part, les numérations n'ont, en général, pu être effectuées sur des populations parvenues au même stade de développement. Si l'on considère, en effet, une gamme d'échantillons de sol à différentes humidités, les numérations faites à un instant donné peuvent correspondre à la phase de croissance dans le cas des pF élevés, alors que, pour les pF plus bas, l'on se trouve dans la période de décroissance ou de lyse des cellules microbiennes.

En ce qui concerne les difficultés d'ordre technique, on soulignera encore l'importance de l'erreur expérimentale, commune à toutes les méthodes de numération qui a eu pour effet d'accroître le décalage des seuils vers les humidités élevées.

Quoiqu'il en soit et, malgré leurs défauts, les méthodes de numération se sont révélées très utiles dans le cadre de notre travail, car elles nous ont permis en particulier de prouver le rôle des microorganismes dans les processus d'évolution de la matière organique aux faibles humidités. Ce rôle pouvait, a priori, se concevoir à la suite des travaux antérieurs et notamment ceux de BURCIK ; mais il était nécessaire de le vérifier systématiquement.

B. — SEUILS

Le premier problème à résoudre était de préciser le pF limite ou pF de démarrage de l'activité biologique des différents groupements physiologiques de microorganismes. C'est ce qu'on s'est attaché à faire au cours de notre étude expérimentale dont

les principaux résultats ont été regroupés sur la figure 22. Ce diagramme fait ressortir les niveaux :

- a) des seuils relatifs aux processus de minéralisation et d'immobilisation.
- b) des seuils de régénération de la structure.
- c) des seuils de prolifération de certains microorganismes.

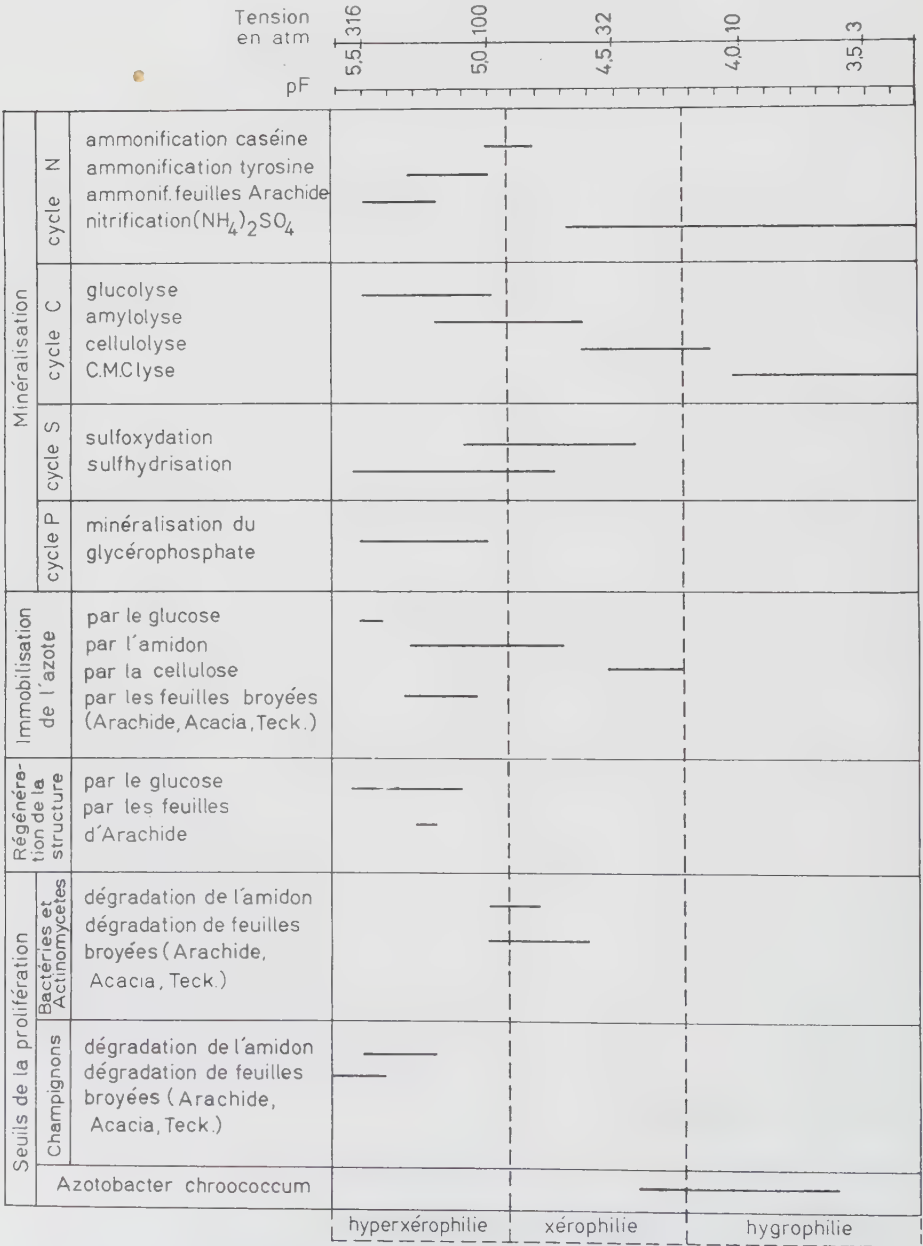


FIG. 22. — Diagramme des seuils des différents groupements de microorganismes intervenant dans les processus de minéralisation, d'immobilisation ou d'évolution de la stabilité structurale.

Ces résultats confirment et précisent les deux idées qui se dégageaient des travaux antérieurs sur le comportement de la microflore du sol aux humidités voisines ou inférieures au point de flétrissement permanent, à savoir :

a) que de très nombreux microorganismes peuvent se développer et continuer à intervenir dans les processus de minéralisation et de synthèse, même lorsque, par suite du dessèchement du sol, les plantes supérieures ont atteint le point de flétrissement permanent.

b) que les exigences hydriques des différents groupements physiologiques de microorganismes sont extrêmement variables, les seuils de démarrage s'échelonnant entre le pF 5,5 et le pF 3,6 et atteignant même des pF encore inférieurs.

1. — *Classification des groupements physiologiques des microorganismes d'après leurs exigences hydriques*

Si l'on trace dans la figure 22 deux droites horizontales passant, l'une par le pF 4,9, l'autre par le pF 4,2, on délimite trois zones auxquelles correspondent trois catégories écologiques de microorganismes :

a) *Les microorganismes hyperxérophiles.*

Ce sont les germes dont le seuil est compris entre 5,5 et 4,9. La limite supérieure atteint parfois même le pF 5,6. Rentrent dans cette catégorie, la plupart des microorganismes responsables :

- de l'ammonification de la tyrosine ;
- de la glucolyse ;
- de la sulfhydrisation ;
- de la minéralisation du glycérophosphate ;
- de la dégradation de substances végétales complexes (feuilles d'Arachide, feuilles de Teck, par exemple).

et une partie des microorganismes responsables :

- de l'amylolyse ;
- de l'ammonification de la caséine.

Les microorganismes intervenant à ces très faibles humidités sont surtout des Champignons.

b) *Les microorganismes xérophiles.*

Ce sont les germes dont le seuil est compris entre 4,9 et 4,2. Rentrent dans cette catégorie, la plupart des microorganismes responsables :

- de la dégradation de la cellulose ;
- de la sulfoxydation ;

et une partie des microorganismes responsables :

- de l'amylolyse ;
- de l'ammonification de la caséine ;
- de la nitrification du sulfate d'ammoniaque.

Alors que les Champignons constituent la majorité des microorganismes intervenant aux pF supérieurs à 4,9, les Bactéries et Actinomycètes commencent à être actifs aux pF inférieurs à 4,9.

c) *Les microorganismes hygrophiles.*

Ce sont les germes dont le seuil est inférieur à 4,2. Rentrent dans cette catégorie la plupart des microorganismes responsables :

- de la dégradation de la carboxyméthylcellulose ;
- de la fixation de l'azote atmosphérique (*Azotobacter chroococcum*).

et une partie des microorganismes responsables :

- de la nitrification du sulfate d'ammoniaque.

On vient de voir qu'il existe des groupements de microorganismes dont les exigences sont intermédiaires entre celles des trois catégories définies ci-dessus. C'est, par exemple, le cas des germes amylolytiques ou des germes ammonifiant la caséine qui font la transition entre les germes hyperxérophiles et les germes xérophiles. Quant aux microorganismes intervenant dans la minéralisation de l'azote et du carbone organiques préexistant dans le sol, leurs exigences hydriques sont très variables et ils sont représentés dans les trois catégories écologiques.

En ce qui concerne les microorganismes responsables des processus d'*immobilisation de l'azote minéral* ou de *régénération de la stabilité structurale*, on a vu que leurs seuils sont, en fait, confondus avec les seuils de dégradation des substances énergétiques correspondantes (glucose, amidon, cellulose, feuilles broyées...) Il est donc facile de les placer dans leur catégorie écologique.

On a signalé incidemment au chapitre V paragraphe C, le cas des germes sulfhydriants semi-anaérobies qui ne se développent qu'à des humidités très élevées, en liaison avec les phénomènes d'engorgement des sols. Cet exemple prouve qu'il existe des catégories de germes aux exigences hydriques encore plus élevées que celles des germes hygrophiles. Il n'en a évidemment pas été question ici, car les microorganismes présentant de telles exigences écologiques sont totalement étrangers aux processus d'évolution aux faibles humidités qui font l'objet du présent mémoire. Lorsqu'on pénètre dans la zone des fortes humidités, le facteur eau n'intervient d'ailleurs pas seulement par lui-même mais aussi en modifiant le potentiel redox du sol.

2. — *Facteurs influant sur le niveau des seuils*

a) *Nature de la substance métabolisable.*

Le niveau des seuils est toujours sous la dépendance de la nature de la substance métabolisable qui se trouve à la disposition des microorganismes telluriques. C'est ainsi qu'on mis en évidence des seuils d'ammonification très distincts suivant que l'on avait incorporé au sol de la tyrosine, de la caséine ou des feuilles d'Arachide (chapitre III, par. I). En ce qui concerne les seuils de dégradation des débris végétaux, tels que les feuilles d'essences forestières, ils sont vraisemblablement fonction de la teneur et de la nature des matières hydrosolubles (45, 73) qu'ils renferment. En fait, la nature de la substance métabolisable n'intervient pas directement mais par l'intermédiaire des groupements physiologiques spécialisés correspondants qui comprennent un nombre variable d'espèces dont les moins exigeantes vis-à-vis du facteur eau règlent, en définitive, le niveau des seuils.

b) *Type pédologique.*

Il est de nombreux cas où le niveau des seuils est visiblement lié au type pédologique considéré. C'est ainsi que les seuils de nitrification du sulfate d'ammoniaque

s'échelonnent, suivant les sols, entre les pF 4,7 et 3,6 et peuvent descendre encore à des pF inférieurs (tableau 22). Il en est de même pour les seuils de disparition de la tyrosine (tableau 20).

Cette influence du type pédologique s'explique par le fait que les espèces microbiennes, composant le groupement physiologique spécialisé dans une certaine fonction, peuvent varier d'un sol à l'autre.

Il y a tout lieu de penser que la composition spécifique de la microflore d'un sol donné joue un rôle d'autant plus important dans la détermination du niveau du seuil que sa spécialisation est plus prononcée. Le nombre d'espèces microbiennes intervenant alors est très réduit — il peut même n'y en avoir qu'une seule — et ce sont les exigences écologiques propres à cette ou ces espèces qui imposent le niveau du seuil.

En fait, à part la fixation de l'azote atmosphérique, la nitrification et, dans une moindre mesure, la sulfoxydation, les différentes fonctions étudiées ici résultent de la somme des interventions d'espèces microbiennes *ubiquistes*, c'est-à-dire présentes dans la plupart des sols. C'est ce qui explique qu'on ait pu souvent déterminer des seuils indépendamment des types pédologiques ; le cas le plus typique est celui du seuil de glucolyse qui est pratiquement le même dans tous les sols. En ce qui concerne la minéralisation de l'azote ou du carbone organiques préexistant naturellement dans le sol, les seuils apparaissent comme très étroitement liés aux types pédologiques, ce qui se conçoit aisément puisqu'à chaque type de sol en équilibre climacique correspond une matière organique d'une composition donnée à laquelle est adaptée une microflore particulière. Cette microflore a été qualifiée par WINOGRADSKY d'*autochtone* par opposition à la *microflore zymogène* — ou *watchful-waiting microflora* de CONN — qui ne se développe que sous l'influence de traitements tels que l'addition de matière organique, la fertilisation, l'aération, etc. (123).

C. — CONSÉQUENCES DE LA DISPARITÉ DES EXIGENCES HYDRIQUES DES PLANTES SUPÉRIEURES ET DES MICROORGANISMES TELLURIQUES

Il est admis que les exigences minima en eau de nombreuses plantes se situent aux environs du pF 4,2, pF au niveau duquel elles atteignent le point de flétrissement permanent. Lorsqu'en se desséchant le sol dépasse le pF 4,2, les végétaux supérieurs cessent d'absorber les éléments nutritifs tels que les ions nitrate, sulfate, ammonium, etc. Mais la microflore responsable de la minéralisation de l'azote, du carbone et du phosphore organiques reste active, de sorte qu'il y a accumulation dans le sol des produits de cette minéralisation. Inversement, si les conditions sont défavorables à la minéralisation, il peut y avoir immobilisation de ces éléments. En d'autres termes, les plantes se retirant momentanément du cycle biologique du sol, les microorganismes sont seuls à intervenir.

L'accumulation préférentielle de l'azote ammoniacal dans le sol, dans sa phase avancée de dessèchement, a été signalée par de nombreux auteurs sans qu'une explication satisfaisante en ait été donnée. Cette accumulation nous apparaît comme la conséquence logique du décalage des seuils de l'ammonification et de la nitrification (chapitre III, paragraphe I).

On retrouve un phénomène analogue quand les processus d'immobilisation et de minéralisation sont déphasés. C'est ainsi que, si le sol se trouve à un pF compris

entre 5,1 et 5,3, l'humidité est suffisante pour le développement de la microflore ammonifiante mais insuffisante pour celui de la microflore cellulolytique. Il peut y avoir alors accumulation d'azote minéral. Mais lorsque l'humidité s'élève, les germes cellulolytiques rentrent en jeu et immobilisent pour leurs besoins, une partie importante de l'azote minéral libéré.

On a vu que les courbes de minéralisation, en fonction du pF, de la tyrosine, des feuilles d'Arachide broyées ou même de la matière organique préexistant dans le sol, ainsi que les courbes de minéralisation de glycérophosphate présentaient souvent un maximum suivi d'un minimum placé au voisinage du pF 4,2 (figures 13, 14 et 18). L'apparition du maximum correspond à l'existence de conditions plus favorables aux microorganismes responsables de la minéralisation de l'azote ou du phosphore, qu'aux microorganismes responsables de l'immobilisation de ces éléments. Lorsque le pF diminue, les conditions hydriques restent favorables pour les premiers germes mais le deviennent également pour les germes responsables de l'immobilisation (germes cellulolytiques, hemicellulolytiques, carboxyméthylcellulolytiques, etc.) qui, plus dynamiques, exercent une concurrence telle que les produits minéralisés sont réorganisés et la courbe de minéralisation présente alors un minimum très caractérisé.

Lorsque l'humidité croît encore, les phénomènes de minéralisation peuvent à nouveau l'emporter sur les phénomènes d'immobilisation.

Il est probable que l'influence élective du pF est accentuée par le fait que l'activation ou l'inactivation de certains microorganismes contribueraient à stimuler ou inhiber l'activité d'autres microorganismes.

D. — INTENSITÉ DES PHÉNOMÈNES DE MINÉRALISATION ET D'IMMOBILISATION AUX FAIBLES HUMIDITÉS

La détermination du seuil ne suffit pas à caractériser le comportement d'un groupement de microorganismes. Il est nécessaire de faire intervenir, en outre, la notion d'*intensité*. En effet, un groupement de microorganismes peut être caractérisé par un seuil élevé mais ne faire preuve que d'une activité réduite et inversement. C'est ainsi que, dans le sol TH, le seuil d'ammonification de la tyrosine se situe au pF 5,2, alors que celui de la caséine est seulement de 5,0. La microflore ammonifiant la tyrosine est donc moins exigeante en eau que la microflore ammonifiant la caséine et l'on pourrait s'attendre, dans ces conditions, à ce que l'intensité de l'ammonification soit plus élevée dans le cas de la tyrosine que dans celui de la caséine. C'est bien ce que l'on constate aux faibles humidités ; mais quand le pF s'élève, la situation se renverse. Au pF 4,2, la proportion de caséine ammonifiée est très supérieure à celle de la tyrosine (figures 12 et 13).

Comment exprimer l'intensité du phénomène de minéralisation ?

Le plus simple est de la représenter par le pourcentage de l'élément minéralisé ou immobilisé à un pF donné par rapport à la quantité incorporée au sol. Par exemple, dans le sol TH, où l'on a apporté 200 p.p.m. d'azote organique sous forme de caséine ou de tyrosine, le pourcentage d'azote organique minéralisé à la quatrième semaine au pF 4,5, compte tenu du témoin, est de :

— 59 p. 100 pour la caséine ;

— 25 p. 100 pour la tyrosine.

Au pF 4,2 on a :

- 56 p. 100 pour la caséine ;
- 15 p. 100 pour la tyrosine.

Cette façon de procéder est discutable car le pourcentage ainsi calculé dépend, dans une certaine mesure, de la quantité d'azote organique apporté. Aussi a-t-on pensé à exprimer ce pourcentage par rapport aux résultats obtenus au pF 2,7. Si l'on applique cette méthode à l'exemple donné ci-dessus, on trouve les pourcentages suivants pour le pF 4,5 :

- 103 p. 100 pour la caséine ;
- 50 p. 100 pour la tyrosine.

Au pF 4,2 on a :

- 124 p. 100 pour la caséine ;
- 29 p. 100 pour la tyrosine.

Malheureusement l'intensité de la minéralisation ou de l'immobilisation varie parfois considérablement d'un sol à l'autre, même si les conditions expérimentales restent identiques. Le critère intensité n'a donc pas la valeur du critère seuil puisqu'il est, plus encore que ce dernier, soumis à l'influence de la nature du type pédologique. On aura cependant intérêt à tenir compte de son ordre de grandeur.

CHAPITRE XI

ÉVOLUTION DE L'ACTIVITÉ BIOLOGIQUE AU COURS DU DESSÈCHEMENT DU SOL EN PLACE

L'étude expérimentale dont on a exposé les résultats au cours des chapitres précédents a prouvé que l'activité biologique pouvait se prolonger, pour certains groupements physiologiques, jusqu'à un pF de 5,5 (et exceptionnellement 5,6). Au-delà de cette valeur, les phénomènes évolutifs apparaissant dans le sol sont exclusivement de nature physico-chimique (effet DROUINEAU, effet BIRCH). On ne reviendra pas sur ce problème, qui a été examiné rapidement au chapitre III, paragraphe J, car il sort du cadre du présent travail.

La question essentielle qui se pose est de savoir combien de temps, et dans quelles conditions, le pF du sol en place se trouve compris dans l'intervalle 5,5-4,2. On vient de rappeler que le pF 5,5 constituait la limite de l'activité microbienne du côté des faibles humidités. Quant au pF 4,2, il correspond au point de flétrissement, c'est-à-dire à la limite extrême de l'activité physiologique de la plupart des plantes supérieures.

Dans l'intervalle 5,5-4,2, l'eau du sol peut avoir deux origines :

a) il peut s'agir — et c'est le cas le plus fréquent — de la réserve d'eau d'origine pluviale qui reste dans le sol après les pluies et dont le stock s'épuise peu à peu au cours de la phase de dessèchement ;

b) il peut s'agir d'apports secondaires d'eau pendant la saison sèche, résultant de la condensation ou de l'absorption directe de la vapeur d'eau.

On examinera donc successivement les conséquences, sur le plan biologique, du dessèchement du sol en place (chapitre XI), et des apports secondaires d'humidité au cours de la saison sèche (chapitre XII).

A. — OBSERVATIONS ANTÉRIEURES CONCERNANT L'ÉVOLUTION AUX FAIBLES HUMIDITÉS DE LA MATIÈRE ORGANIQUE DES SOLS EN PLACE

On énumérera rapidement ces différentes observations, d'ailleurs assez disparates, en essayant, pour chacune d'elles, d'en donner une interprétation à la lumière des résultats de nos travaux.

a) *L'accumulation de l'azote minéral* au cours de la saison sèche a été notée par de nombreux auteurs en zone tropicale sèche notamment par ROBINSON et SIMPSON en Afrique Orientale, et JONES au Soudan (65, 100, 111). Elle s'explique, le plus souvent, par le fait que l'ammonification est encore élevée lorsque le sol est relativement sec (pF compris entre 4,2 et 4,9) et que, dans certaines conditions, elle n'est pas négligeable, bien que faible, entre les pF 4,9 et 5,4.

JONES signale qu'au Soudan « l'accumulation d'azote nitrique au mois de janvier (soit environ trois mois après l'arrêt des pluies) prouve qu'une certaine forme d'activité s'exerce dans le sol en saison sèche » (65). Il est probable que ce sol qui se rapprocherait, d'après la description qu'en fait l'auteur, des argiles noires tropicales de l'Ouest africain, posséderait, comme elles, une microflore xérophile capable de nitrifier à des pF relativement élevés de l'ordre de 4,6 ou même plus.

Cette accumulation de l'azote minéral dans les sols en saison sèche explique, tout au moins en partie :

- la rapidité du départ végétatif herbacé dès les premières pluies qui a frappé tous les voyageurs circulant en zone tropicale à cette époque ;

- la productivité relative des sols à faibles réserves organiques et minérales de la zone à Arachide de l'Ouest africain.

Bien entendu, les processus de nature biologique conduisant à l'accumulation de l'azote minéral peuvent coexister avec les phénomènes de remontée des nitrates du sous-sol qui sont parfois importants dans les sols tropicaux (121).

b) *L'accumulation préférentielle de l'azote ammoniacal par rapport à l'azote nitrique aux pF supérieurs à 4,2* est un fait que nous avons déjà suffisamment commenté pour qu'il soit nécessaire d'y revenir (chapitre III, paragraphe I).

c) VIDAL, en se basant sur l'évolution du rapport C/N de la matière végétale enfouie, a démontré qu'en zone tropicale sèche l'engrais vert pouvait se décomposer, au moins partiellement, malgré un enfouissement tardif en fin de saison des pluies. Les chiffres publiés par cet auteur sont relatifs à une expérience conduite au Centre de Recherches agronomiques de Bambey, Sénégal, à la saison des pluies 1959. Au moment de l'enfouissement « le rapport C/N s'établissait à 44,9 dans le cas du mil et à 64,4 dans le cas d'une végétation naturelle. Après enfouissement, la pluviométrie enregistrée a atteint 30 mm seulement. Le 30 mars, soit au 6^e mois de la saison sèche, on a soigneusement isolé du sillon d'enfouissement la matière végétale dont les différents organes étaient encore identifiables, mais présentaient des signes évidents d'altération confirmés par les rapports C/N qui étaient tombés à 25,3 dans le cas du mil et à 31,2 dans le cas de la végétation naturelle. Tout ceci prouve que les phénomènes biologiques ne sont pas stoppés en cours de saison sèche malgré la faible humidité des horizons superficiels (18) ».

d) Les agronomes ont, depuis longtemps, noté l'importance du facteur eau dans la *décomposition des pailles* dans le sol. C'est ainsi que, si la pluviosité est déficiente on peut retrouver des pailles non encore décomposées huit à dix mois après l'enfouissement. Il est vraisemblable qu'alors le seuil de dégradation des pailles dans le sol a été très nettement dépassé (110).

e) On a remarqué aussi que les phénomènes d'*immobilisation de l'azote* étaient sous la dépendance de l'humidité du sol. D'après BARBIER cité par SIMON, « selon les circonstances météorologiques, la paille peut se décomposer plus ou moins vite et l'on risque, soit la verse, si l'azote temporairement immobilisé par la paille se réminéralise assez tôt, soit le déficit de rendement si cet azote se réminéralise trop tard » (109).

f) *La pourriture des semences au champ*, lorsque les précipitations sont insuffisantes pour assurer une germination normale, a été signalée dès 1932 par BØRUP. « Si la terre est très sèche, le grain se conserve parfaitement dans le sol ; si la semence trouve à sa disposition un peu d'humidité provenant, soit des couches plus profondes

maintenues humides par une excellente préparation de la jachère, soit de pluies légères insuffisantes pour provoquer la germination ⁽¹⁾, elle peut moisir ou pourrir sans pousser. Cet accident a nécessité certaines années à automne sec le réensemencement de surfaces importantes, plus souvent dans les semis de blé dur que dans les semis de blé tendre, sans doute parce que ces derniers blés sont moins fêlés au battage que les blés durs et présentent moins de blessures constituant des portes ouvertes aux micro-organismes du sol » (16). L'apparition de cette pourriture est due au fait que l'humidité du sol était très largement suffisante pour le développement de la microflore responsable de la dégradation des substances amylacées contenues dans les grains. On se souvient de ce que le seuil de l'amylolyse est situé entre les pF 4,9 et 5,2. Mais cette humidité était insuffisante pour assurer la germination qui exige un pF inférieur à 4,2.

g) *L'acidification des sols à sulfures*, lors de leur assèchement par drainage, est partiellement imputable à la prolifération des microorganismes sulfoxydants dont on connaît les faibles exigences sur le plan hydrique (54).

h) *La régénération de la stabilité structurale au début de la saison sèche* mise en évidence par HENIN sous climat tempéré (55) peut s'expliquer, tout au moins partiellement, par la prédominance, à cette époque de l'année, des processus de régénération de la structure sur les processus de dégradation.

i) Bien qu'il ne s'agisse pas d'une observation de terrain, il est intéressant de signaler ici que, bien souvent, le degré hygrométrique de l'atmosphère atteint des valeurs telles que *la matière organique des échantillons évolue au cours du stockage*. C'est ainsi qu'on a observé des accroissements considérables des teneurs en azote minéral, ou même une modification de la stabilité structurale, dans des échantillons conservés plusieurs mois au laboratoire sans prendre de précautions suffisantes. La conservation de ces échantillons n'est assurée correctement que si l'on fait en sorte que leur pF soit constamment supérieur à au moins 5,6. L'enrichissement bien connu en nitrates des échantillons de terre au cours de leur séchage est à rapprocher de cette dernière observation.

B. — VARIATIONS DU pF DANS LES SOLS AU COURS DE LA SAISON SÈCHE

Il ne pouvait être question ici d'effectuer une étude de la variation du pF dans les sols au cours de la saison sèche qui a été faite, par ailleurs, par des physiciens du sol. Mais il nous a semblé intéressant de rappeler les résultats obtenus récemment par CHARREAU dans deux sols du Centre de Recherches agronomiques de Bambey, Sénégal (25).

Le premier sol est un sol ferrugineux tropical faiblement lessivé sur sables, connu sous le nom vernaculaire de Dior. Le deuxième est un sol à hydromorphie temporaire de surface sur sables et marno-calcaires, connu sous le nom vernaculaire de Dek ; il s'agit d'un terme de passage entre le sol Dior et un autre sol utilisé dans notre étude expérimentale sous la référence BAN.

Les courbes d'évolution du pF en fonction du temps ont été établies pendant la saison sèche 1959-1960. Du 24 septembre 1959 — date de la dernière pluie — à la

⁽¹⁾ Cette humidité peut également provenir de la condensation, sur les parties supérieures du sol refroidies au cours de la nuit, de l'eau distillée de bas en haut du profil (28, 29).

mi-juin 1960, les relevés des profils hydriques ont été faits tous les quinze jours au début de la période sèche, puis tous les mois. Les figures 23 et 24 montrent des différences entre le comportement du sol Dior et celui du sol Dek. Le dessèchement en sol Dior est sensiblement plus rapide. A la date du 15 mai, le pF 4,2 se situe à une profondeur moyenne de 70 cm en sol Dek, contre 90 cm en sol Dior. Si l'on suit une des courbes de pF , par exemple celle du pF 4,2, on voit que la variation avec la profondeur est très rapide au début, jusqu'au mois de décembre ; ensuite le mouvement se ralentit » (25).

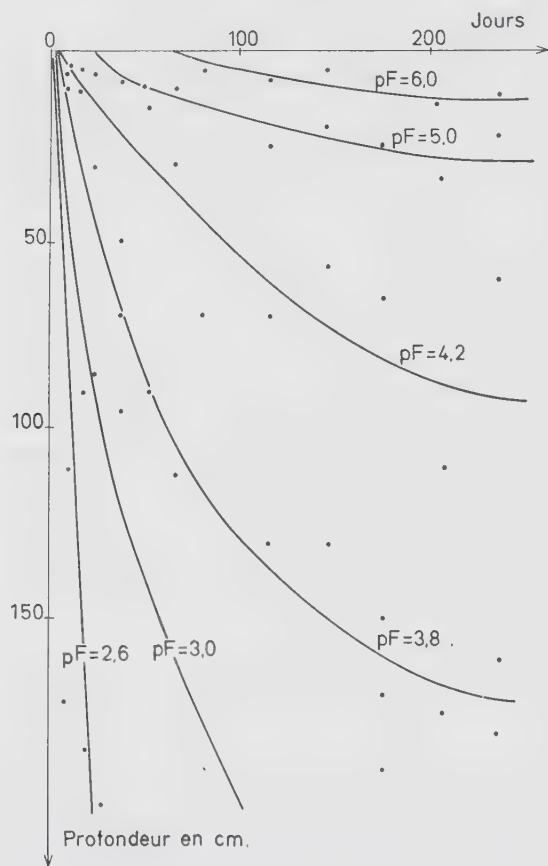


FIG. — 23. Évolution du pF d'un sol DIOR au cours de la saison sèche. En abscisse : temps exprimé en jours à partir de l'arrêt des pluies. En ordonnée : profondeur exprimée en cm (Charreau).

Si l'on se place sur le plan biologique, c'est l'évolution des horizons supérieurs (0 à 25 cm) qui présente le plus d'intérêt, puisque la microflore tellurique y est plus dense et l'activité potentielle, mesurée par le dégagement de CO_2 , y est plus intense. Or les courbes d'évolution du pF en fonction du temps, aussi bien dans le cas du sol Dior que dans celui du sol Dek, sont telles qu'à 25 cm de profondeur, le sol est encore au pF 5,0, 200 jours après l'arrêt des pluies. L'on conçoit fort bien que, dans ces conditions, une partie de la microflore du sol puisse continuer à rester active pendant la la saison sèche.

S'il existe relativement peu de résultats concernant l'évolution du pF en zone tropicale sèche, on sait que, par contre, de nombreux travaux ont été effectués dans ce domaine en zone méditerranéenne notamment. Nous signalerons, entre autres, ceux de DROUINEAU et de BEAUCORPS (10,40). Bien que ces études sortent du cadre

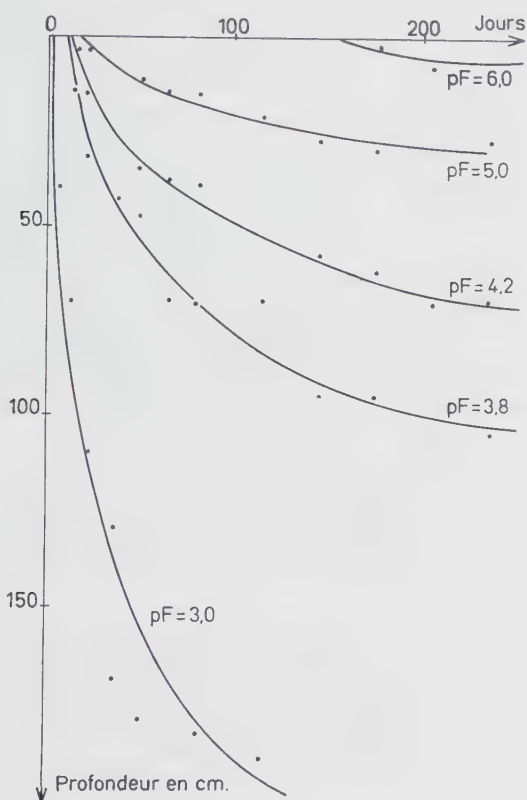


FIG. 24. — Même protocole expérimental que dans le cas de la figure 23, mais appliqué au sol DEK (Charreau).

géographique où nous nous sommes placé, il est intéressant de constater que, dans les régions méditerranéennes, le pF des sols se trouve également compris pendant plusieurs mois dans l'intervalle 4,2-5,5 et il est vraisemblable que les processus biologiques qui s'y déroulent sont très voisins de ceux que l'on a mis en évidence en zone tropicale sèche et en zone subaride.

C. — ÉTUDE DE QUELQUES PROCESSUS D'ÉVOLUTION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE DANS DES SOLS EN PLACE

Nous avons tenu à vérifier nous-même, dans des sols en place, certains processus évolutifs et notamment l'accumulation d'azote minéral et la diminution de la teneur en carbone minéralisable rémanent.

1. — *Technique expérimentale*

Les mesures effectuées dans les sols en place, pour l'étude des variations saisonnières, sont souvent entachées d'une erreur importante imputable en grande partie à un échantillonnage insuffisamment représentatif. C'est pourquoi nous avons mis au point la technique suivante qui, bien que critiquable par le fait qu'elle perturbe assez profondément le sol, s'est imposée, car elle réduit considérablement l'erreur expérimentale lors de l'étude des variations saisonnières.

Elle consiste à homogénéiser, dans chaque microparcelle à étudier, le sol de l'horizon supérieur et à le répartir, à l'aide d'un échantillonneur-diviseur, en autant de sacs de tulle de nylon à mailles de 0,3 à 0,4 mm que l'on désire faire de prélèvements au cours de l'année. Ces sacs, cousus avec du fil de nylon, sont replacés dans l'horizon d'où ils proviennent et recouverts avec la terre qui n'a pas été mise en sac. Pour chacun des trois sols étudiés, on a effectué de 6 à 10 répétitions.

Le premier d'entre eux est un sol d'argile noire tropicale sous jachère situé à Pout (centre-ouest du Sénégal). Les deux autres sont des sols faiblement ferrallitiques à tendance hydromorphe sous peuplement de Teck, situés, l'un en forêt classée des Bayottes, l'autre dans l'ancienne pépinière de Bignona (Basse-Casamance).

2. — *Accumulation de l'azote minéral*

Dans le sol d'argile noire de Pout, l'accroissement de la teneur en azote minéral global ($N-NH_3 + N-NO_3$) est hautement significatif (tableau 47 et graphique du haut de la figure 25).

TABLEAU 47

Evolution au début de la saison sèche de quelques caractéristiques d'un sol d'argile noire tropicale sous jachère ancienne (Pout).

Caractéristiques étudiées	14-10-59	30-10-59	25-11-59	17-12-59	8-1-60	A(P = 0,05)
Humidité $\left\{ \begin{array}{l} H \% \dots\dots\dots \\ pF \dots\dots\dots \end{array} \right.$	8,7 —	6,9 3,8	5,1 4,5	4,4 4,9	3,7 5,2	0,8 0,4
Azote minéral global p.p.m. ...	2,7	3,9	5,0	4,5	5,8	2,4
Azote minéral global + azote minéralisable p.p.m.	15,5	14,3	15,0	17,8	22,2	2,8
Dégagement potentiel de CO_2 en mg/100 g de sol/7 jours.	25,0	19,7	19,8	20,2	22,0	1,7
Saccharase	1 182	1 245	1 385	1 231	1 046	159
pH	6,65	6,70	6,68	6,44	6,42	0,15

Le pF a été calculé à partir de l'équation : $pF = -0,44 H + 6,8$.

Le *taux de saccharase* est exprimé par le nombre de mg de sucres réducteurs provenant du dédoublement de 10 g de saccharose sous l'action de l'enzyme contenu dans 100 g du sol étudié.

Les résultats obtenus dans les sols faiblement ferrallitiques de Basse-Casamance (tableau 48 et graphique du milieu de la figure 25) confirment les observations faites à Pout, avec un décalage dans le temps dû à ce que, la saison des pluies étant plus

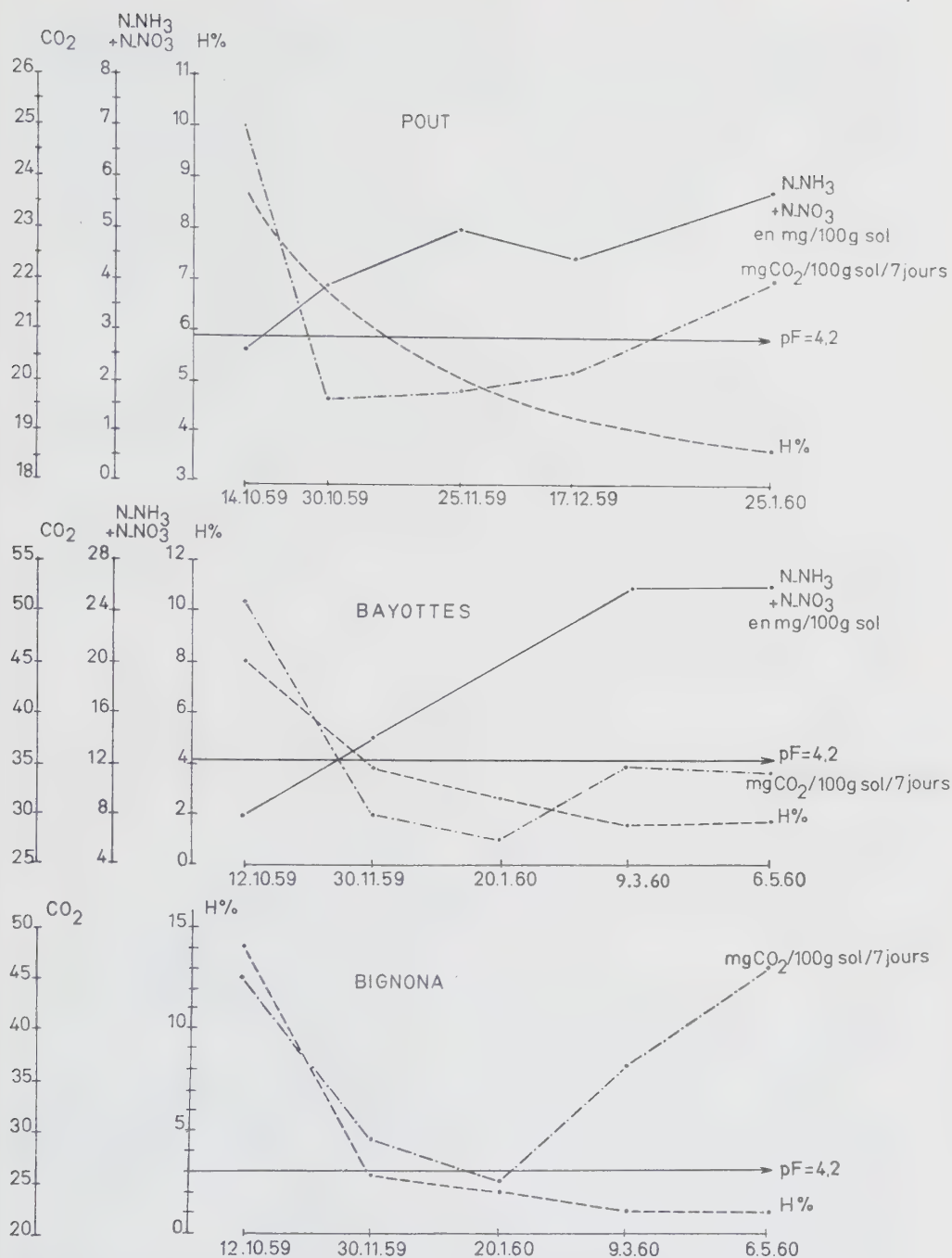


FIG. 25. — Évolution, au début de la saison sèche, de la teneur en azote minéral global ($N-NH_3 + N-NO_3$), en carbone minéralisable et en eau de 3 sols en place. De haut en bas :

sol d'argile noire tropicale de Pout (centre-ouest du Sénégal) ;
 sol faiblement ferrallitique des Bayottes (Basse-Casamance) ;
 sol faiblement ferrallitique de Bignona (Basse-Casamance).

longue en Basse-Casamance qu'au centre-ouest du Sénégal (Pout), le dessèchement est plus tardif.

À la fin du troisième mois de saison sèche à Pout (17 décembre 1959), le pF du sol était approximativement de 4,9 ; au début du quatrième mois de saison sèche, aux Bayottes et à Bignona (20 janvier 1960), les pF étaient respectivement de 4,6 et 4,8. On sait que ces pF autorisent encore une activité ammonifiante importante, alors que l'activité cellulolytique est nulle ou très réduite et que l'absorption des éléments minéraux par les plantes supérieures a cessé. Cette triple condition est, on l'a vu plus haut, particulièrement favorable à l'accumulation d'azote minéral.

TABLEAU 48

Evolution au cours de la saison sèche de quelques caractéristiques de deux sols faiblement ferrallitiques sous teckeraie (Basse Casamance).

Forêts	Caractéristiques étudiées	12-10-1959	30-11-1959	20-1-1960	9-3-1960	6-5-1960	A(P=0,05)
Bayottes	Humidité p. 100.....	8,0	3,8	2,6	1,6	2,8	0,9
	Azote minéral global en p.p.m.....	7,8	14,0	—	26,2	25,7	10,9
	Dégagement potentiel de CO ₂ en mg/100 g de sol/7 jours	52,2	29,7	25,5	34,8	34,3	6,2
Bignona	Humidité p. 100.....	14,3	2,7	2,0	0,9	0,8	2,0
	Dégagement potentiel de CO ₂ en mg /100 g de sol/7 jours	45,0	27,8	25,0	36,7	46,8	11,8

Le pourcentage moyen d'humidité au point de flétrissement, aux Bayottes, est égal à $4,2 \pm 0,3$; à Bignona, il est égal à $3,0 \pm 0,3$.

L'humidité plus élevée observée le 6 mai 1960, aux Bayottes, correspond au début de la saison des pluies dans cette zone.

3. — Diminution de la teneur du sol en carbone minéralisable

Par *teneur du sol en carbone minéralisable* ou *taux de dégagement potentiel de CO₂* d'un échantillon de sol, nous entendons le dégagement de CO₂ de cet échantillon réhumidifié au laboratoire de façon à amener son pF à 2,7 (humidité équivalente) et mis à l'incubation pendant 7 jours à 30°C. Ce dégagement de CO₂ est exprimé en mg de CO₂ pour 100 g de sol sec à l'air.

Les courbes de teneur du sol en carbone minéralisable représentées sur la figure 25 sont typiques de tous les sols des pays de l'Ouest africain à saison sèche caractérisée. Ces courbes comportent, au début de la saison sèche, une phase de décroissance plus ou moins rapide, suivie d'une phase ascendante correspondant à la deuxième partie de la saison sèche.

a) Phase de décroissance de la teneur du sol en carbone minéralisable

Dans le cas du sol de Pout, la chute de la teneur en carbone minéralisable s'arrête dès le 30 octobre. En Basse-Casamance, aussi bien aux Bayottes qu'à Bignona, le phénomène se prolonge jusqu'en fin janvier car le dessèchement du sol est beaucoup plus progressif qu'à Pout (figure 25).

La phase de décroissance de la teneur du sol en carbone minéralisable, apparaissant dès la fin de la saison des pluies, s'explique par l'arrêt de la reconstitution des substances carbonées facilement fermentescibles, alors que la microflore dégradant ces substances dispose encore d'une humidité suffisante pour subsister et poursuivre son activité minéralisante.

b) *Phase d'accroissement de la teneur du sol en carbone minéralisable.*

Plus ou moins rapidement, suivant le type de sol et le climat, on observe un accroissement de la teneur du sol en carbone minéralisable, lié :

- à une augmentation de la teneur du sol en azote ammoniacal par voie biologique ou physico-chimique (effet DROUINEAU) ;
- à une modification de la structure de la matière organique (effet BIRCH)
- à une stérilisation partielle, qui, tout en détruisant certains microorganismes, en épargne d'autres parmi lesquels se trouvent vraisemblablement les germes responsables de la dégradation des substances carbonées facilement fermentescibles, qui, lors de la réhumidification au laboratoire, peuvent se multiplier sans craindre une concurrence gênante.

Ces variations de la teneur du sol en carbone minéralisable ont été retrouvées dans des types de sol très différents ; elles sont caractéristiques de toutes les régions présentant une saison sèche assez longue.

4. — *Autres modifications des caractéristiques des sols au cours de la saison sèche*

Outre les phénomènes évolutifs majeurs qu'on vient de mentionner, le tableau 47 met en évidence un accroissement significatif du taux de saccharase (60) et une diminution significative du pH au début de la saison sèche. Il n'a pas été possible de donner une interprétation définitive de ces modifications. On peut toutefois penser que l'accroissement du taux de saccharase est dû à la libération, dans le sol, d'enzymes provenant de la lyse des cellules microbiennes détruites en grand nombre au cours du dessèchement.

D'autres déterminations ont été effectuées. Elles ont porté sur les points suivants :

- densité des *Azotobacter chroococcum* ;
- densité des germes nitreux ;
- densité des germes cellulolytiques ;
- teneur en phosphore assimilable TRUOG.

Mais l'analyse statistique des résultats a révélé que les variations de ces caractéristiques n'étaient nullement significatives.

Faut-il en conclure que l'évolution au cours du dessèchement est limitée à la minéralisation de l'azote et du carbone et à la modification du taux de saccharase ou du pH ? Évidemment, non. En effet, certaines variations ont été masquées :

- soit par l'hétérogénéité du sol très difficile à éliminer malgré de nombreuses répétitions et l'emploi de la technique des sacs en tulle de nylon,
- soit par l'imperfection de certaines méthodes et par le fait que, pour ces études au champ, les numérations de microorganismes n'ont pu être faites sur des échantillons frais, alors que, pour l'étude expérimentale au laboratoire, la plupart des analyses ont été exécutées sur les échantillons immédiatement à la sortie de l'étuve d'incubation.

Enfin, les sols étudiés en place — à part le sol d'argile noire de Pout — sont caractérisés par des réserves minérales et organiques peu importantes et une microflore relativement peu abondante, de sorte que les variations sont faibles en valeur absolue et donc difficilement mesurables, car elles sont de l'ordre de grandeur de la précision des techniques analytiques utilisées.

D. — POSSIBILITÉS D'ÉVOLUTION DE LA MATIÈRE
ORGANIQUE DU SOL EN SAISON SÈCHE

On a vu que certains secteurs de l'activité biologique sont encore actifs, parfois très actifs, dans l'intervalle de pF 5,0-4,2. Or, les données concernant l'humidité du sol après l'arrêt des pluies, en Afrique Occidentale notamment, montrent que l'horizon 5-25 cm peut se maintenir pendant deux mois, et souvent beaucoup plus longtemps, dans cet intervalle de pF. Bien que les plantes à enracinement superficiel aient alors cessé de vivre et les végétaux à enracinement plus profond n'absorbent plus les éléments nutritifs en surface, la microflore tellurique peut encore intervenir, en particulier dans les processus de minéralisation de l'azote et du carbone organique.

CHAPITRE XII

ÉVOLUTION DE L'ACTIVITÉ BIOLOGIQUE DU SOL EN SAISON SÈCHE SOUS L'INFLUENCE DES APPORTS SECONDAIRES D'HUMIDITÉ

A. — APERÇU DE L'IMPORTANCE DES APPORTS SECONDAIRES D'HUMIDITÉ AU SOL

Par apports secondaires d'humidité, DAMAGNEZ désigne « les apports vers le sol d'eau provenant des phénomènes de condensation et d'adsorption directe de la vapeur d'eau » (28).

Ces phénomènes commencent à être relativement bien connus en région méditerranéenne où cet auteur estime qu'ils entraînent une augmentation de 2 p. 100 de l'humidité du sol pendant la nuit (28,29).

En Afrique de l'Ouest, s'il n'existe aucune étude sur les apports secondaires d'humidité au sol, on dispose cependant, d'un certain nombre de publications sur la

TABIEAU 49

Quantité d'eau fixée pendant la nuit par les échantillons de sol exposés à la rosée.

Date de la détermination	Eau fixée en g pour 100 g de sol	Diminution correspondante du pF	Estimation de la rosée par la méthode des plaques de plâtre (g/dm ²)
1 ^{er} février 1961.....	1,47	0,37	0,265
2 février 1961.....	1,33	0,33	0,083
4 février 1961.....	2,39	0,60	0,396
8 février 1961.....	2,06	0,52	0,469
9 février 1961.....	2,15	0,52	0,800
10 février 1961.....	3,50	0,88	1,004
11 février 1961.....	3,00	0,75	0,667
15 février 1961.....	2,39	0,60	0,499
16 février 1961.....	2,80	0,70	0,824
17 février 1961.....	1,66	0,42	0,277
18 février 1961.....	1,18	0,30	0,154
22 février 1961.....	2,75	0,69	0,704
23 février 1961.....	2,23	0,56	0,380
24 février 1961.....	2,79	0,70	0,586
1 ^{er} mars 1961.....	2,69	0,67	0,692
2 mars 1961.....	2,17	0,54	0,363
3 mars 1961.....	1,38	0,35	0,266
4 mars 1961.....	2,01	0,50	0,367
8 mars 1961.....	2,10	0,53	0,268
9 mars 1961.....	1,70	0,43	0,239
10 mars 1961.....	1,83	0,46	0,334
11 mars 1961.....	2,14	0,54	0,329

rosée. Celles de MASSON, en particulier, permettent de comparer les quantités de rosée tombée dans la presqu'île du Cap-Vert et dans les autres parties du monde, malgré la diversité des procédés utilisés par les différentes stations d'observation (85). Les maxima relevés à Dakar sont du même ordre de grandeur que ceux que l'on a notés dans les pays méditerranéens. On pouvait donc supposer que le sol à Dakar reçoit effectivement un apport occulte d'eau comparable à celui que DAMAGNEZ a mesuré à Montpellier.

C'est ce que nous avons cherché à vérifier en effectuant l'expérience suivante. On a exposé à l'extérieur, sur une plate-forme en ciment, un lot de plateaux en aluminium de 18 cm de diamètre contenant chacun 200 g d'un sol d'argile noire tropicale et l'on a mesuré les quantités d'eau fixée pendant 22 nuits entre le 1^{er} février et le 11 mars 1961. Le tableau 49 montre que ces quantités d'eau ont varié du simple au double suivant les conditions atmosphériques (1).

Bien que ces mesures n'aient pas été faites dans les mêmes conditions que celles où s'est placé DAMAGNEZ, il est intéressant de noter que les quantités d'eau fixée par le sol sont du même ordre de grandeur à Dakar qu'à Montpellier soit en moyenne 2 p. 100 (tableau 49).

Entre les quantités X d'eau fixée par les échantillons de sol et les quantités Y d'eau fixée par les plaques de plâtre suivant la méthode MASSON (85), il existe une relation de la forme :

$$X = 2,02 \log Y - 305$$

(le coefficient de corrélation $r = 0,87$, avec $P < 0,001$) permettant de prévoir, à partir des résultats donnés par la méthode des plaques de plâtre, les quantités d'eau susceptibles d'être fixée par le sol.

B. — CONSÉQUENCES DES APPORTS SECONDAIRES D'HUMIDITÉ SUR L'ACTIVITÉ BIOLOGIQUE DU SOL

En même temps que le lot de plateaux destinés à la mesure des quantités d'eau fixée, on a exposé trois autres lots de plateaux contenant chacun 200 g du même sol soumis au préalable aux traitements suivants, destinés à mettre en évidence d'éventuels phénomènes d'immobilisation de l'azote par des substances hydrocarbonées :

- a) enrichissement en glucose (2 p. 100) et nitrate de potassium (0,3 p. 100) ;
- b) enrichissement en cellulose (2 p. 100) et nitrate de potassium (0,3 p. 100) ;
- c) aucun enrichissement.

Dans le cas de l'enrichissement, le rapport C/N était donc de l'ordre de 20.

La moitié des plateaux a été abritée par une feuille de contreplaqué pour éliminer l'apport direct de rosée.

Il peut sembler, a priori, anormal d'avoir cherché à étudier les phénomènes d'immobilisation plutôt que ceux de minéralisation de l'azote. En fait, c'est à dessein que nous avons axé notre expérience sur les processus d'immobilisation. Ceux-ci sont en effet toujours essentiellement d'origine biologique dans les conditions expérimentales où nous avons opéré, alors que la minéralisation de l'azote par voie

(1) Ces déterminations ont été effectuées au laboratoire de physique de l'Université de Dakar sous le contrôle de Mlle O. SALVADOR que nous tenons à remercier ici très vivement de l'aide qu'elle a bien voulu nous apporter pour la réalisation de cette expérience.

biologique peut être masquée, partiellement tout au moins, par des phénomènes d'ordre physico-chimique entraînant la libération d'azote minéral (effet DROUINEAU déjà signalé au chapitre III, paragraphe J).

Le tableau 50 montre que, dans les plateaux non abrités, le blocage de l'azote nitrique est de 64,0 p.p.m. dans le cas de l'enrichissement en glucose, ce qui représente 16 p. 100 de l'azote nitrique incorporé. Cette immobilisation est encore relativement élevée dans le cas de la cellulose puisqu'il représente 45,6 p.p.m. soit approximativement 11 p. 100 de l'azote nitrique apporté.

TABLEAU 50

*Immobilisation de l'azote minéral dans un sol d'argile noire
exposé à l'extérieur avec et sans abri.*

Enrichissement	Azote minéral en p.p.m.	Sol conservé au sec au labora- toire	Sol exposé à l'extérieur sans abri	Sol exposé à l'extérieur sous abri	A(P=0,05)
Aucun (témoin)	Ammoniacal.....	4,0	11,3 (+ 7,3)	8,7 (+ 4,7)	2,9
	Nitrique	4,7	5,3 (+ 0,6)	3,7 (— 1,0)	11,5
	Ammoniacal + nitrique ..	8,7	16,6 (+ 7,9)	12,4 (+ 3,7)	11,0
Glucose (2 %) + ni- trate de potassium (0,3 %)	Ammoniacal.....	4,3	7,7 (+ 3,4)	9,3 (+ 5,0)	2,9
	Nitrique	422,3	358,3 (— 64,0)	379,7 (— 42,6)	11,5
	Ammoniacal + nitrique ..	426,6	366,0 (— 60,6)	389,0 (— 37,6)	11,0
Cellulose (2 %) + ni- trate de potassium (0,3 %)	Ammoniacal.....	5,7	10,0 (+ 4,3)	9,3 (+ 3,6)	2,9
	Nitrique	424,3	378,7 (— 45,6)	398,3 (— 26,0)	11,5
	Ammoniacal + nitrique ..	430,0	388,7 (— 41,3)	407,6 (— 22,4)	11,0

Dans les échantillons de sol abrités, les phénomènes d'immobilisation sont moins intenses, mais encore très significatifs. Ils sont liés, non plus à l'apport d'eau sous forme de rosée, mais vraisemblablement pour la plus grande part, à la fixation d'eau par adsorption directe de la vapeur d'eau atmosphérique.

On notera, en outre, un accroissement significatif de + 7,3 p.p.m. de la teneur en azote ammoniacal du sol exposé à l'extérieur par rapport au sol conservé au laboratoire. Cet accroissement peut être dû en partie à l'activité biologique des germes ammonificateurs, mais il peut être aussi attribué à l'action du rayonnement solaire (effet DROUINEAU).

CONCLUSIONS

Lorsque le sol se dessèche, son activité biologique globale tend à diminuer mais, contrairement à ce que l'on observe pour beaucoup de végétaux supérieurs, le pF 4,2 ne constitue pas un seuil marquant l'arrêt de cette activité. En effet si, au-delà de ce pF, certains groupements de microorganismes cessent de participer aux processus évolutifs de la matière organique du sol, d'autres continuent à intervenir, parfois même avec un dynamisme accru, notamment aux environs du pF 5,0, la limite extrême de toute activité biologique correspondant au pF 5,5 ou même 5,6.

Ces faits nous ont incité à essayer de dégager les règles fondamentales régissant le comportement de la microflore tellurique dans le domaine des faibles humidités, en étudiant systématiquement, par des techniques différentes (biochimiques et microbiologiques), les processus de minéralisation, d'immobilisation et d'évolution de la stabilité structurale se déroulant dans des sols aussi représentatifs que possible de chacun des principaux types pédologiques des zones semi-aride et tropicale sèche de l'Ouest africain.

L'énoncé de ces règles, dont on rappellera ici les quatre plus importantes, est essentiellement basé sur la notion de disponibilité de l'eau dans le sol, exprimée en pF, et sur la notion de seuil qui a permis de préciser, pour chacun des grands groupes de microorganismes, le pF limite au-delà duquel leur activité cesse. En réalité, pour des motifs de caractère purement expérimental, il a été plus facile — et d'ailleurs sans inconvénient, en raison de l'importance réduite des phénomènes d'hystérésis aux très faibles humidités — d'étudier les différents processus dans le sens de l'humectation plutôt que dans celui du dessèchement. On a donc défini ce pF limite comme *le seuil à partir duquel on observe, dans un sol donné, le démarrage significatif de l'activité biologique d'un groupement de microorganismes, au bout d'un laps de temps suffisant pour atteindre le palier correspondant à la stabilisation du phénomène.*

1. — Règle relative à l'étalement des seuils jusqu'au pF 5,5

Les exigences minima des microorganismes telluriques, vis-à-vis du facteur eau, sont telles que les seuils correspondants s'étalent sur une gamme de pF allant depuis des valeurs inférieures à 3,6 jusqu'à 5,5 et même 5,6. On a pu ainsi distinguer les trois catégories suivantes de groupements écologiques, avec naturellement des cas intermédiaires :

a) *Les groupements hyperxérophiles* composés de germes dont le seuil est supérieur à 4,9. Rentrant dans cette catégorie, la plupart des microorganismes responsables :

- de l'ammonification de la tyrosine ;
- de la glucolyse ;
- de la sulhydrisation ;
- de la minéralisation du glycérophosphate ;

— de la dégradation des substances végétales complexes (feuilles d'Arachide, feuilles de Teck, par exemple)

et une partie des microorganismes responsables :

- de l'amylolyse ;
- de l'ammonification de la caséine.

b) *Les groupements xérophiles* composés de germes dont le seuil est compris entre 4,9 et 4,2. Rentrent dans cette catégorie, la plupart des microorganismes responsables :

- de la dégradation de la cellulose ;
- de la sulfoxydation.

et une partie des microorganismes responsables :

- de l'amylolyse ;
- de l'ammonification de la caséine ;
- de la nitrification du sulfate d'ammoniaque.

c) *Les groupements hygrophiles* composés de germes dont le seuil est inférieur à 4,2. Rentrent dans cette catégorie, la plupart des microorganismes responsables :

- de la dégradation de la carboxyméthylcellulose ;
- de la fixation de l'azote atmosphérique (*Azotobacter chroococcum*) ;

et une partie des microorganismes responsables :

- de la nitrification du sulfate d'ammoniaque.

Les microorganismes responsables de la minéralisation du carbone organique préexistant naturellement dans le sol, appartiennent à la fois à la première et à la deuxième catégorie. Les microorganismes responsables de l'ammonification de l'azote organique préexistant naturellement dans le sol, appartiennent à la fois à la deuxième et à la troisième catégorie.

En ce qui concerne les microorganismes responsables des processus *d'immobilisation de l'azote minéral ou de régénération de la stabilité structurale*, on a montré que les seuils correspondants sont, en fait, confondus avec les seuils de dégradation des substances énergétiques utilisées (glucose, amidon, cellulose...).

2. — Règle relative aux facteurs influant sur le niveau des seuils

Le niveau des seuils dépend essentiellement de la nature de la substance métabolisable mise à la disposition de la microflore tellurique d'une part, et de la nature du type pédologique considéré d'autre part. C'est ainsi qu'on a mis en évidence des seuils d'ammonification différents, suivant que l'on avait incorporé au sol de la tyrosine, de la caséine ou une substance végétale de composition complexe. En ce qui concerne l'influence du type pédologique, elle est très nette dans certains cas, par exemple celui de la nitrification du sulfate d'ammoniaque où les seuils s'échelonnent, suivant les sols, entre les pF 4,6 et 3,6 et peuvent descendre encore à des pF inférieurs.

En fait, la nature de la substance métabolisable n'intervient pas directement mais par l'intermédiaire des groupements physiologiques spécialisés correspondants qui comprennent un nombre variable d'espèces dont les moins exigeantes vis-à-vis du facteur eau règlent, en définitive, le niveau des seuils. Lorsque ces espèces microbiennes sont *ubiquistes*, c'est-à-dire largement répandues dans tous les sols, les seuils sont pratiquement indépendants de la nature des types pédologiques. Lorsque les espèces microbiennes sont plus *endémiques*, les seuils correspondant à une fonction bien définie peuvent varier fortement d'un type de sol à l'autre.

3. — *Règle relative à l'influence élective du pF
sur l'activité des groupements de microorganismes*

Une des conséquences les plus remarquables de la disparité des seuils énoncée dans la première règle réside dans la prédominance, à certaines humidités, de processus favorisés électivement par rapport à d'autres. Les deux exemples les plus typiques en sont :

a) la prédominance, au voisinage du point de flétrissement, de la cellulolyse sur l'ammonitrification, avec pour corollaire l'immobilisation au moins partielle de l'azote minéral ;

b) la prédominance de l'ammonification sur la nitrification aux pF supérieurs à 4,2.

4. — *Règle relative à la prédominance de la microflore fongique
sur la microflore bactérienne aux faibles humidités*

La microflore fongique est beaucoup moins exigeante en eau que la microflore bactérienne, de sorte qu'elle exerce une action prédominante dans l'intervalle de pF 5,6-4,9. C'est en particulier elle qui est responsable des processus conduisant à la régénération de la structure à ces pF élevés. Lorsque le pF descend au-dessous de 4,9-5,0, la microflore fongique est en partie relayée par la microflore bactérienne.

*
* *

L'étude des profils hydriques des sols des régions tropicales sèches et semi-arides a révélé que les horizons supérieurs peuvent se maintenir, pendant plusieurs mois après l'arrêt des pluies, dans l'intervalle de pF 4,2-5,0. Or on a prouvé que certains secteurs de l'activité biologique sont encore actifs, et parfois même très actifs, dans cet intervalle de pF. Il n'est donc pas étonnant d'observer, dans des sols en place, au début de la saison sèche, une évolution très nette se traduisant, en particulier, par une minéralisation active du carbone et de l'azote organiques. On a pu, d'autre part, mettre en évidence le développement de processus de nature biologique, uniquement sous l'influence d'apports secondaires d'humidité dans le sol, c'est-à-dire d'apports provenant de phénomènes de condensation ou d'adsorption directe de la vapeur d'eau. En ce qui concerne plus particulièrement le cycle de l'azote, l'évolution en saison sèche se fait, en général, dans le sens de la minéralisation ; mais elle peut également correspondre — tout au moins momentanément — à une immobilisation si la composition de la matière organique, et en particulier son rapport C/N, sont favorables à ce dernier processus.

On a vérifié, en outre, que certains processus — tels que l'augmentation de la teneur du sol en azote ammoniacal échangeable — pouvaient être de nature physico-chimique. Il y aurait donc possibilité de superposition des processus biologiques et physico-chimiques, ces derniers restant seuls en cause lorsque le pF dépasse 5,6.

*
* *

En dehors des applications possibles dans le domaine des recherches sur les populations microbiennes mixtes — résultant, par exemple, de l'utilisation de l'influence élective du pF pour provoquer un déphasage artificiel des processus biologiques

qui, dans des conditions hydriques normales, sont simultanés — on peut prévoir que les règles énoncées ici permettront ultérieurement de donner une explication rationnelle à un certain nombre de phénomènes d'ordre agronomique ou pédologique, notamment en ce qui concerne l'évolution de la matière organique dans les sols de la zone tropicale sèche et de la zone semi-aride. Bien que nos recherches n'aient porté que sur des types pédologiques d'une partie de l'Ouest africain, il est permis de penser que la plupart des résultats exprimés ici sont extrapolables aux régions présentant une saison sèche bien caractérisée et, en particulier, aux zones arides proprement dites, ainsi qu'aux régions méditerranéennes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- (1) ALLISON F. E., CARTER J. N., STERLING L. D., 1960. The effect of partial pressure of oxygen on denitrification. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **24**, 283-285.
- (2) AUBERT G., DUCHAUFOR Ph., 1956. Projet de classification des sols. *C. R. 6^e Congr. intern. Sci. Sol, Paris.*, **5**, 97, 597-604.
- (3) AUBERT G., 1958. Classification des sols. *Analyse des livres, brochures et articles à l'intention des pédologues de l'ORSTOM*, **8**, 2, 1-3.
- (4) AUBREVILLE A., 1949. Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale. *Soc. d'éditions géographiques, maritimes et coloniales, Paris.*
- (5) AUBREVILLE A., 1950. Flore forestière soudano-guinéenne. *Soc. d'éditions géographiques, maritimes et coloniales, Paris.*
- (6) AYERS A. D., CAMPBELL R. B., 1951. Freezing point of water in soil as related to salt and moisture content of the soil. *Soil. Sci.*, **72**, 201.
- (7) BARJAC H. de, POCHON J., 1955. Appréciation de la microflore tellurique anaérobie active sur le soufre organique. *Ann. Inst. Pasteur*, **89**, 591-593.
- (8) BARROW N. J., 1960. The effects of varying the nitrogen, sulphur, and phosphorus content of organic matter on its decomposition. *Austr. J. agric. Res.*, **2**, 317-330.
- (9) BAVERS L. D., 1956. Soil physics. *John Wiley, New York.*
- (10) BEAUCORPS G. de, 1955-1956. Contrôle électrique de l'humidité des sols. Premier aperçu sur les rapports entre l'eau et la forêt. *Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc.*, **10**, **11**, 41-57.
- (11) BEAUCORPS G. de, MARION J., SAUVAGE Ch., 1956. Essai monographique sur une parcelle d'expériences dans la forêt de chêne-liège de la Mamora (Maroc). *Station de Recherches Forestières de Rabat, Rabat.*
- (12) BERNIER B., 1960. Observations sur le métabolisme respiratoire de quelques humus forestiers. *Université Laval. Québec.*
- (13) BETREMIEUX R., 1948. Dosage de l'ammoniaque et des nitrates. *Traité pratique de chimie végétale de Brunel, Georges frères, Tourcoing*, II, 344-345.
- (14) BIRCH H. F., 1958. The effect of soil drying on humus decomposition and nitrogen availability. *Plant and Soil*, **10**, 1-31.
- (15) BIRCH H. F., 1959. Further observations on humus decomposition and nitrification. *Plant and Soil*, **11**, 262.
- (16) BŒUF F., 1932. Contribution à l'étude du blé dans le milieu nord-africain (thèse). *Société anonyme de l'imprimerie rapide, Tunis.*
- (17) BONFILS P., FAURE J., 1956. Les sols de la région de Thiès. *Ann. Centre Rech. Agron. Bambey, Sénégal.*, **16**, 5-92.
- (18) BRUNEL A., 1949. Traité pratique de chimie végétale. *Georges frères, Tourcoing.*
- (19) BURCIK E., 1950. Ueber die Beziehungen zwischen Hydratur und Wachstum bei Bakterien und Hefen. *Arch. Mikrobiol.*, **15**, 203-235.
- (20) CAMPBELL R. B., 1952. Freezing point of water in puddled and unpuddled soils at different soil moisture tension values. *Soil Sci.*, **73**, 221-229.
- (21) CARLES J., SOUBIES L., GADET R., 1958. Les acides aminés du sol et leurs variations. *C. R. Acad. Sci.*, **247**, 1229-1232.
- (22) CARLES J., DECAU J., 1960. De quelques conditions susceptibles de modifier les proportions des acides aminés du sol. *Ann. agron.*, **11**, 557-575.
- (23) CHAMPION J., DUGAIN F., MAIGNIEN R., DOMMERGUES Y., 1958. Les sols de bananeraies et leur amélioration en Guinée. *Fruits*, **13**, 415-462.

- (24) CHARREAU C., DOMMERGUES Y., 1959. Études des pâturages tropicaux de la zone soudanienne. *Vigot frères, Paris*.
- (25) CHARREAU C., 1961. Dynamique de l'eau dans deux sols du Sénégal. *C. R. A. Bambe, Sénégal*.
- (26) CHARREAU C., VIDAL P., 1961. Influence du *Faidherbia albida* sur la fertilité du sol et la nutrition minérale du mil. *C. R. A. Bambe, Sénégal*.
- (27) COPPIER O., BARJAC H. de, 1952. De la richesse d'un sol en microorganismes nitrificateurs. *Ann. Inst. Pasteur*, **83**, 118-125.
- (28) DAMAGNEZ J., 1957. Les sources secondaires d'humidité et l'approvisionnement en eau des sols de la France méditerranéenne. *C. R. Ass. gén. Toronto, Asso. intern. Hydrol. sci.*, **2**, 446-457.
- (29) DAMAGNEZ J., 1958. Les propriétés hygroscopiques des sols et les apports secondaires d'humidité. *Ann. agron.*, **9**, 659-676.
- (30) DEMOLON A., 1948. Dynamique du sol. *Dunod, Paris*.
- (31) DESVEAUX R., 1958. Les divers modes d'expression des résultats des analyses chimiques d'engrais et de végétaux. *Fertilité*, **4**, 19-24.
- (32) DOBEREINER J., ALVAHYDO R., 1960. Influencia da umidade do solo na população das bacterias do genero *Beijerinckia Derrx.* (Non publié).
- (33) DOMMERGUES Y., 1956. Numération des germes telluriques sur milieux électifs au silico-gel. *C. R. 6^e Congr. intern. Sci. Sol. Paris*, **3**, 66, 393-397.
- (34) DOMMERGUES Y., 1959. L'activité de la microflore tellurique aux faibles humidités. *C. R. Acad. Sci.*, **248**, 487-490.
- (35) DOMMERGUES Y., 1960. La notion de coefficient de minéralisation du carbone dans les sols. *Agron. trop.*, **15**, 54-60.
- (36) DOMMERGUES Y., 1960. Un exemple d'utilisation des techniques biologiques dans la caractérisation des types pédologiques. *Agron. trop.*, **15**, 61-72.
- (37) DOMMERGUES Y., 1960. Influence du rayonnement infrarouge et du rayonnement solaire sur la teneur en azote minéral et sur quelques caractéristiques biologiques des sols. *Agron. trop.*, **15**, 381-389.
- (38) DOMMERGUES Y., 1960. Application de la méthode de numération cinétique à la caractérisation de quelques groupements physiologiques de microorganismes telluriques. *Ann. Inst. Pasteur*, **98**, 887-901.
- (39) DOMMERGUES Y., 1960. Minéralisation de l'azote aux faibles humidités. *C. R. 7^e Congr. intern. Sci. Sol. Madison*, **2**, 672-678.
- (40) DROUINEAU G., LEFÈVRE G., 1951. Influence du climat méditerranéen sur la teneur en azote minéral dans les sols calcaires. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, 7 mars 1951.
- (41) DROUINEAU G., LEFÈVRE G., BLANC-AICARD D., 1953. Observations sur la localisation de l'azote minéral en été sous le climat méditerranéen. *Ann. agron.*, **4**, 245-256.
- (42) DROUINEAU G., LEFÈVRE G., BLANC-AICARD D., 1953. Minéralisation de l'azote organique au cours de la saison sèche sous climat méditerranéen. *C. R. Acad. Sci.*, **236**, 424-426.
- (43) DUCHAUFOR Ph., 1959. Note sur l'évolution de la matière organique dans les sols. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, 27 mai 1959.
- (44) DUCHAUFOR Ph., 1960. Précis de Pédologie. *Masson, Paris*.
- (45) DUCHAUFOR Ph., 1961. Le rôle de la végétation dans l'évolution des sols. *Bull. Ass. franc. Et. Sol.*, 168-193.
- (46) DUNNETT C. W., 1955. A multiple comparison procedure for comparing several treatments with a control. *J. Amer. Stat. Assoc.*, **50**, 1096-1122.
- (47) FLEURY P., LECLERC M., 1943. La méthode nitro-vanado-molybdique de Misson pour le dosage colorimétrique du phosphore. *Bull. Soc. Biol. Fr.*, **25**, 201-205.
- (48) FREDERICK L. R., STARKEY R. L., SEGAL W., 1957. Decomposability of some organic sulfur compounds in soil. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 287-292.
- (49) GEOGHEGAN M. J., 1950. Aggregate formation in the soil. *Trans. 4th Int. Congr. Soil. Sci.*, **1**, 198-201.
- (50) GREAVES J. E., CARTER E. G., 1920. Influence of moisture on the bacterial activities of the soil. *Soil Sci.*, **10**, 361-387.
- (51) HALLAIRE M., 1953. Diffusion capillaire de l'eau dans le sol et répartition de l'humidité en profondeur sous sols nus et cultivés. *Ann. agron.*, **4**, 143-290.
- (52) HALLAIRE M., 1960. Le problème du potentiel de l'eau dans le sol et de la disponibilité de l'eau pour la végétation. *Ann. Physiol. vég.*, **2**, 119-130.
- (53) HARMSSEN G. W., VAN SCHREVEN D. A., 1955. Mineralization of organic nitrogen in soil. *Adv. Agron.*, **7**, 299-398.
- (54) HART M. G. R., 1959. Sulphur oxidation in tidal mangrove soils of Sierra Leone. *Plant and Soil*, **11**, 215-236.
- (55) HENIN S., 1938. Étude physico-chimique de la stabilité structurale des terres. *Imprimerie nationale, Paris*.
- (56) HENIN S., 1944. Influence des phénomènes microbiens sur la formation d'une structure stable. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, 373-375.
- (57) HENIN S., MONNIER G., COMBEAU A., 1958. Méthode pour l'étude de la stabilité structurale des sols. *Ann. agron.*, **4**, 71-90.

- (58) HENIN S., 1959. Cours de physique du sol. (Non publié).
- (59) HENIN S., FEODOROFF A., GRAS R., MONNIER G., 1960. Le profil cultural. Principes de physique du sol. *Société d'Éditions des Ingénieurs agricoles, Paris*.
- (60) HOFMANN E., SEEGERER A., 1951. Ueber das Enzymsystem unserer Kultur-böden (Saccharase). *Biochem. Z.*, **322**, 174-179.
- (61) HOFMANN E., HOFMANN G., 1955. Ueber herkunft, Bestimmung und Bedeutung der Enzymes im Boden. *Z. Pfl. Ernähr. Däng.*, 70-79.
- (62) IARKOV S. P., 1956. Dynamique saisonnière de certains processus dans les sols. *C. R. 6^{me} Congr. intern. Sci. Sol., Paris.*, **5**, 66, E, 401-405.
- (63) IRITANI W. M., ARNOLD C. Y., 1959. Nitrogen release of vegetable crop residues during incubation as related to their chemical composition. *Soil. Sci.*, **89**, 74-82.
- (64) JOHNSON L. F., CURL E. A., BOND J. H., FRIBOURG H. A., 1960. Methods of studying soil microflora-plant disease relationships. *Burgess publishing company, Minneapolis*.
- (65) JONES T. A., 1958. Carbon studies on the irrigated soils of Sudan Geriza. *J. Soil Sci.*, **9**, 272-276.
- (66) JORDAN H. V., ENSMINGER L. E., 1958. The role of sulfur in soil fertility. *Adv. Agron.*, **10**, 408-434.
- (67) KATZNELSON H., STEVENSON I. L., 1956. Observations on the metabolic activity on the soil microflora. *Canad. J. Microbiol.*, **2**, 611-622.
- (68) KILLIAN C., FEHER D., 1949. Microbiologie des sols désertiques. *Paul Lechevalier, Paris*.
- (69) KRAMER P. J., 1949. Plant and soil water relationships. *Mc. Graw-Hill book Co, New York*.
- (70) LEMEE G., 1959. Le bilan d'eau des plantes vasculaires dans ses rapports avec l'humidité du sol. *Bull. Soc. Fr. Physiol. vég.*, **3**, 118-132.
- (71) LEMEE G., 1955. Exposé général sur les rapports entre sols et végétation. *Écologie Végétale. Actes du Colloque de Montpellier. UNESCO, Paris*.
- (72) LEMEE G., LOSSAINT P., METTAUER H., WEISSBECKER R., 1958. Recherches préliminaires sur les caractères biochimiques de l'humus dans quelques groupements forestiers de la Plaine d'Alsace. *Angew. Pfl. Soziol.*, **15**, 93-101.
- (73) LOSSAINT P., 1960. Étude expérimentale de la mobilisation du fer des sols sous l'influence des litières forestières. *Ann. agron.*, **11**, 369-414, 493-542.
- (74) LUNT H. A., SWANSON C. L. W., JACOBSON H. G. M., 1950. Méthode des tests rapides de Morgan pour l'analyse du sol. Connecticut Agric. Exp. Stat., Bull 541 (Trad. in *Agron. trop.*, 1951, **6**, 515-528).
- (75) LUTZ H. J., CHANDLER R. F., 1951. Forest soils. *John Wiley and sons, New York*.
- (76) MC CALLA T. M., 1942. Influence of biological products on soil structure and infiltration. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **7**, 209-214.
- (77) MAHEUT J., DOMMERGUES Y., 1960. Les teckeraies de Casamance. *Bois For. Trop.*, **70**, 25-42.
- (78) MAIGNIEN R., 1956. Classification des sols subarides au Sénégal. *C. R. 6^e Congr. intern. Sci. Sol., Paris*, **77**, V, 469-472.
- (79) MAIGNIEN R., 1959. Les sols subarides au Sénégal. *Agron. trop.*, **15**, 535-571.
- (80) MAIGNIEN R., 1959. Les sols de la presqu'île du Cap-Vert. *Centre de Pédologie de Hann, Dakar*.
- (81) MANIL P., CULOT J. P., BROUWERS L., 1956. Contribution à l'analyse du sol par voie microbiologique. *Bull. Inst. Agron. Gembl.*, **24**, 142-207.
- (82) MARSHALL T. J., 1959. Relations between water and soil. *Commonwealth agricultural bureaux, Bucks, England*.
- (83) MARTIN J. P., WAKSMAN S. A., 1940. Influence of microorganisms in soil aggregation and erosion. *Soil Sci.*, **50**, 29-47.
- (84) MASSIBOT J. A., 1946. La technique des essais culturaux et des études d'écologie agricole. *Georges frères, Tourcoing*.
- (85) MASSON H., 1954. La rosée et les possibilités de son utilisation. *Ann. Éc. Sup. Sci. Dakar.*, **1**, 3-44.
- (86) MAYMARD J., COMBEAU A., 1960. Effet résiduel de la submersion sur la structure du sol. *Sols africains*, **5**, 123-148.
- (87) METRO A. E., BEAUCORPS G. de., 1958. Influence des peuplements d'Eucalyptus sur l'évolution des sols sablonneux du Rharb. *Fertilité*, **4**, 3-11.
- (88) MEYER J. A., 1959. Fluctuations de l'azote minéral dans les sols sous cultures vivrières. *C. R. 3^e Conf. interafric. Sols, Dalaba*, **1**, 517-524.
- (89) MICHOUTINE E. N., 1956. La science des associations microbiennes du sol et son développement. *C. R. 6^e Congr. intern. Sci. Sol., Paris.*, **3**, 24, 145-150.
- (90) MONOD J., 1958. Recherches sur la croissance des cultures bactériennes. *Hermann, Paris*.
- (91) MORTLAND M. M., 1958. Reactions of ammonia in soils. *Adv. Agron.*, **10**, 325-348.
- (92) MOSER U. S., OLSON R. V., 1953. Sulfur oxidation in four soils as influenced by soil moisture tension and sulfur bacteria. *Soil Sci.*, **76**, 251-257.
- (93) NECKERS J. W., WALKER Ch. R., 1952. Field test for active sulfides in soil. *Soil Sci.*, **74**, 467-470.
- (94) NORMAN A. G., 1955. The place of microbiology in soil science. *Adv. Agron.*, **7**, 399-410.

- (95) NOVOGRUDSKY D. M., 1947. Microbiological processes in semi-desert soils. III. Category of soil moisture and nitrification. (Analyse dans *Soil and Fertil.*, **10**, 291)
- (96) OLSON G.W., MC CALLA T. M., 1960. A comparison of microbial respiration in soils after a twenty year period of subtilling and plowing. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **24**, 349-352.
- (97) POCHON J., TCHAN Y. T., 1948. Précis de microbiologie du sol. *Masson, Paris*.
- (98) POCHON J., BARJAC H. de, LAJUDIE J., 1957. Recherches sur la microflore des sols sahariens. *Ann. Inst. Pasteur*, **92**, 833-835.
- (99) POCHON J., BARJAC H. de, 1958. Traité de microbiologie des sols. *Dunod, Paris*.
- (100) ROBINSON J. B. D., 1957. The critical relationship between soil moisture content in the region of wilting point and the mineralization of natural nitrogen. *J. Agric. Sci.*, **49**, 100-105.
- (101) RONDELET J., 1959. Étude critique des méthodes de détermination des forces de rétention de l'eau du sol. (Non publié).
- (102) RUSSEL J. C., JONES E. G., BAHRT G. M., 1925. The temperature and moisture factors in nitrate production. *Soil. Sci.*, **19**, 381-398.
- (103) RUSSELL E. J., 1950. Soil conditions and plant growth. *Longmans. Green and Co, London*.
- (104) RYBALKINA A. V., KONONENKO E. V., 1957. Méthode d'étude de la microflore active des sols. *Pédologie*, **7**, 190-196.
- (105) SAMTSEVICH S. A., 1955. Les conditions anaérobies et aérobies de la formation de la structure des sols. *Pochvovedenie*, **5**, 54-59. (Traduction B. I. S. Paris).
- (106) SEMENIUK G., 1954. Storage of cereal grains and their products. American association of cereal chemists, St. Paul, Minnesota. *Jones Press Inc., Minneapolis*.
- (107) SERVICE PÉDOLOGIQUE INTERAFRICAIN, 1952. Répertoire des modes opératoires d'analyse du sol. *B. I. S., Paris*.
- (108) SHAW W. M., ROBINSON B., 1960. Organic matter decomposition and plant nutrient release from incorporation of soybean hay and wheat straw in Holston sandy loam in outdoors lysimeters. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **24**, 54.
- (109) SIMON G., 1956. L'enfouissement des pailles. *Bull. Ass. franc. Ét Sol.*, **76**, 486-501.
- (110) SIMON G., 1960. L'enfouissement des pailles dans le sol. *Ann. Agron.*, **11**, 5-53, 177-219.
- (111) SIMPSON J. R., 1960. The mechanism of surface nitrate accumulation on bare fallow soil in Uganda. *J. Soil Sci.*, **11**, 45-60.
- (112) STARKEY R. L., 1925. Concerning the physiology of *Thiobacillus thiooxidans*, an autotrophic bacterium oxidizing sulfur under acid conditions. *J. Bact.*, **10**, 135-163.
- (113) STARKEY R. L., 1950. Relations of microorganisms to transformations of sulfur in soils. *Soil Sci.*, **70**, 55-65.
- (114) THOMAS P., 1946. Manuel de Biochimie. *Masson, Paris*.
- (115) TRUOG E., 1930. The determination of readily available phosphorus of soils. *J. Amer. Soc. Agron.*, **22**, 874-882.
- (116) UNITED STATES SALINITY LABORATORY STAFF, 1954. Diagnosis and improvement of saline and alkali soils. *Agriculture Handbook n° 60*, U. S. Dept Agric.
- (117) VESSEREAU A., 1960. Méthodes statistiques en biologie et en agronomie. *Baillière et fils, Paris*.
- (118) VIDAL P., Croissance et nutrition minérale des mils (*Pennisetum*) cultivés au Sénégal. (A paraître).
- (119) WAKSMAN S. A., GERRETSEN F. C., 1931. Influence of temperature and moisture upon the nature and extent of decomposition of plant residues by microorganisms. *Ecology*, **12**, 33-60.
- (120) WAKSMAN S. A., 1952. Soil microbiology. *John Wiley and sons. Inc. New York*.
- (121) WETSELAAR R., 1960. Capillary movement of nitrate towards tropical soil surfaces. *Nature*, **186**, 572-573.
- (122) WIJLER J., DELWICHE C. C., 1954. Investigations on the denitrifying process in soil. *Plant and Soil*, **5**, 155-169.
- (123) WINOGRADSKY S., 1949. Microbiologie du sol. Problèmes et méthodes. *Masson, Paris*.
- (124) WINSOR G. W., 1958. Mineralisation and immobilisation of nitrogen in soil. *J. Sci. Food Agric.*, **12**, 792-801.
- (125) WOLF L., 1898. Ueber den Einfluss des Wassergehaltes der Nährböden auf das Wachstum der Bacterien. *Arch. Hyd. u. Bakteriologie*, **34**, 200-209.
- (126) YOUNG J. L., MORTENSEN J. L., 1958. Soil nitrogen complexes. Chromatography of amino-compounds in soil hydrolysates. *Ohio agric. Expt. Sta. Res. Cir.*, **61**, 18. (Analyse dans *Soils and Fertil.*, **22**, 168).
- (127) YOUNG L., MAW G. A., 1958. The metabolism of sulphur compounds. *John Wiley, New York*.

ANNEXE

MÉTHODES ANALYTIQUES UTILISÉES

I. — MÉTHODES D'ANALYSE PHYSIQUE.

a) *Etablissement des courbes de pF :*

- méthode hygroskopique ;
- presse à membrane de Richards ;
- méthode cryoscopique ;
- centrifugation ;
- détermination du point de flétrissement par la méthode biologique (jeunes plants de Tournesol).

b) *Granulométrie* : méthode de la pipette de Robinson, dispersion au pyrophosphate de sodium.

c) *Stabilité structurale* : indice d'instabilité S (HENIN et coll.).

d) *Taux d'humidité* : dessèchement à l'étuve à 105°C.

2. — MÉTHODES D'ANALYSE CHIMIQUE.

a) *Carbone total* : méthode WALKLEY. Oxydation sulfo-chromique à froid.

b) *Azote total* : méthode KJELDAHL. Entraînement à la vapeur, réception du distillat dans l'acide borique à 6 p. 100 et titrage par l'acide sulfurique 0,1 N.

c) *Azote ammoniacal* : extraction au chlorure de potassium à 10 p. 100. Entraînement à la vapeur en présence de magnésie.

d) *Azote nitrique + Azote ammoniacal* : extraction au chlorure de potassium à 10 p. 100, entraînement à la vapeur en présence de magnésie et d'alliage Dewarda.

e) *Phosphore assimilable* : méthode TRUOG. Extraction à l'acide sulfurique 0,002 N. Dosage par la méthode colorimétrique au vanado-molybdate de FLEURY et LECLERC.

f) *Sulfates* : test semi-quantitatif au chlorure de baryum de MORGAN.

g) *Sulfures* : test semi-quantitatif à l'acétate de plomb de NECKERS et WALKER.

h) *Glucose* :

— dosage quantitatif : méthode ISSEKUTZ-BOTH.

— test qualitatif : réaction à la liqueur de FEHLING.

i) *Amidon* : test qualitatif à l'iode.

j) *Tyrosine* : test qualitatif de MILLON.

k) *Conductivité électrique* : mesure effectuée à l'auditohmètre CHAUVIN-ARNOUX, sur filtrat d'une suspension au 1/2,5 après décantation longue.

l) *pH* mesuré au pHmètre Radiometer sur pâte de sol avec électrode de verre G 232 C.

3. — MÉTHODES D'ANALYSE BIOLOGIQUE.

- a) *Incubation* : à $30 \pm 1^{\circ}\text{C}$.
- b) *Métabolisme respiratoire* : dégagement potentiel de CO_2 : méthode BLACHÈRE modifiée.
- c) *Numérations sur milieux liquides*.
Pour chaque échantillon, on a effectué une série de dilution de 10 en 10, en changeant de pipette à chaque dilution. Chaque dilution a étéensemencée sur 2 fois 5 tubes. Les lectures ont été interprétées avec la table de Mc CRADY.
- d) *Numérations sur milieux gélosés en boîtes de Pétri*.
Les dilutions ont été effectuées suivant la même technique que celle utilisée pour les milieux liquides. L'ensemencement a été fait en ajoutant 1 ml de dilution au milieu gélosé fondu.
- e) *Numérations sur silico-gel* : ensemencement par saupoudrage.
- f) *Milieux* :
 - microflore bactérienne totale (Bactéries et Actinomycètes) : *sodium albuminate agar* de WAKSMAN.
 - microflore fongique totale : milieu MARTIN.
 - silico-gel pour *Azotobacter* : WINOGRADSKY.
 - silico-gel pour cellulolytiques : WINOGRADSKY.
 - silico-gel pour germes nitreux : WINOGRADSKY.
 - milieu liquide pour germes nitreux : COPPIER et de BARJAC.
 - milieu liquide pour germes sulfoxydants : milieu STARKEY modifié.
 - milieu pour germes sulfhydriants : milieu original.
 - milieu pour germes carboxyméthylcellulolytiques : milieu original.
- g) *Détermination du seuil de cellulolyse par la méthode du papier-filtre* : méthode originale.
- h) *Saccharase* : méthode HOFMANN.
- i) *Étude des variations saisonnières au champ* : technique originale des sacs en tulle de nylon.

4. — NOMBRE DE RÉPÉTITIONS.

- a) *Analyses de laboratoire* : en général 4 répétitions. Ce nombre a été porté à 6 et 8, dans le cas de l'étude de la structure, et à 10 et plus, dans le cas de la détermination des seuils de disparition.
- b) *Prélèvements au champ* : en général 10 répétitions.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

LES CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES DES ÉLÉMENTS MINÉRAUX DANS LES FORMATIONS TROPICALES

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 13 mars 1962
Le Doyen de la Faculté des Sciences,
Marc ZAMANSKY

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

*Le Recteur de l'Académie
de Paris,*
Jean ROCHE

Imprimerie BUSSIÈRE à Saint-Amand (Cher), France. — 7-1962

Dépôt légal : 1^{er} trimestre 1962 N° d'impression : 387



